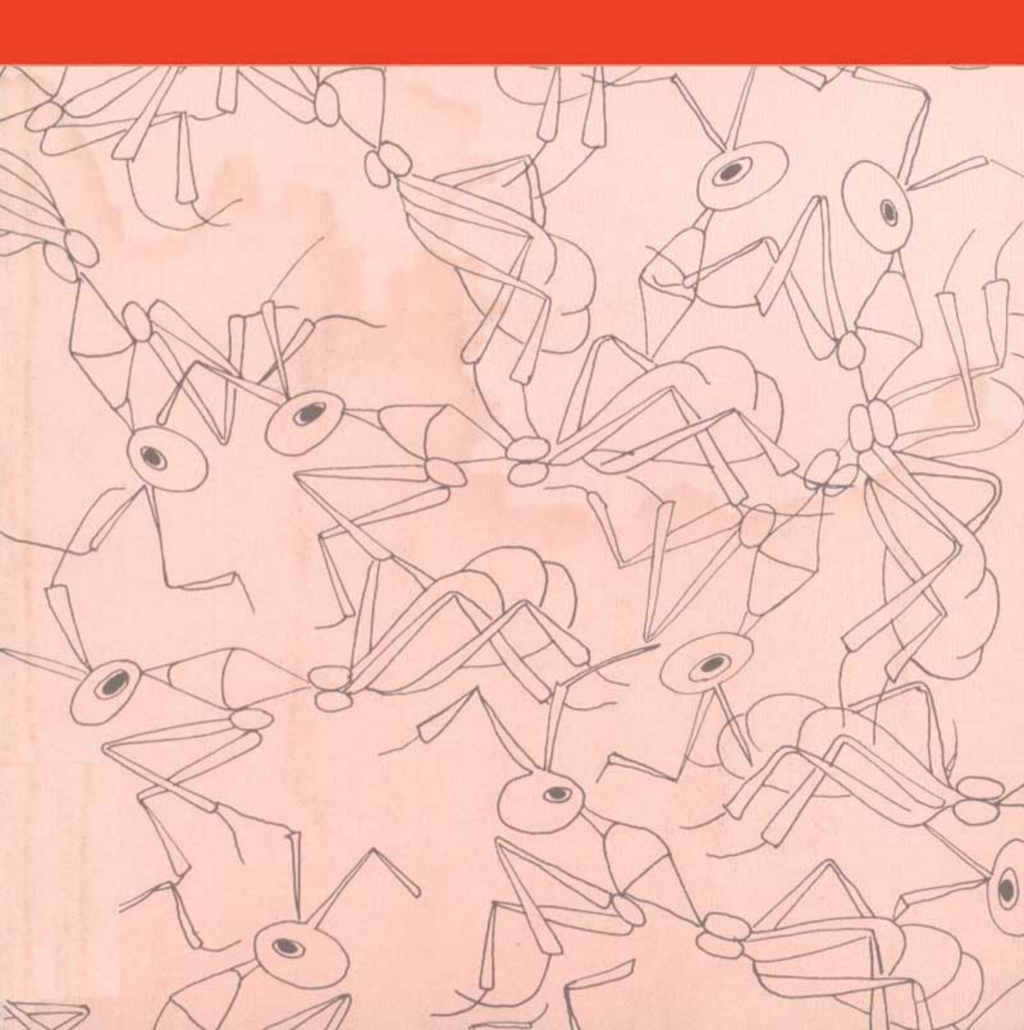
serie de biología

monografía no. 21

ECOLOGIA DE POBLACIONES ANIMALES

Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico
Departamento de Asuntos Científicos
Secretaría General de la
Organización de los Estados Americanos



ECOLOGIA DE POBLACIONES ANIMALES

por

Jorge E. Rabinovich
Centro de Ecologia
Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas
Caracas, VENEZUELA

Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico
Departamento de Asuntos Científicos
Secretaría General de la
Organización de los Estados Americanos
Washington, D.C. - 1978

Esta monografía ha sido preparada para su publicación en el Departamento de Asuntos Científicos de la Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos

Editora: Eva V. Chesneau

Asesora Técnica: Dra. Blanca Sierra de Ledo
Departamento de Ecología
Facultad de Humanidades y Ciencias
Universidad de la República
Montevideo, Uruguay

A los lectores

El programa de monografías científicas es una faceta de la vasta labor de la Organización de los Estados Americanos, a cargo del Departamento de Asuntos Científicos de la Secretaría General de dicha Organización, a cuyo financiamiento contribuye en forma importante el Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico.

Concebido por los Jefes de Estado Americanos en su Reunión celebrada en Punta del Este, Uruguay, en 1967, y cristalizado en las deliberaciones y mandatos de la Quinta Reunión del Consejo Interamericano Cultural, llevada a cabo en Maracay, Venezuela, en 1968, el Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico es la expresión de las aspiraciones preconizadas por los Jefes de Estado Americanos en el sentido de poner la ciencia y la tecnología al servicio de los pueblos latinoamericanos.

Demostrando gran visión, dichos dignatarios reconocieron que la ciencia y la tecnología están transformando la estructura económica y social de muchas naciones y que, en esta hora, por ser instrumento indispensable de progreso en América Latina, necesitan un impulso sin precedentes.

El Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico es un complemento de los esfuerzos nacionales de los países latinoamericanos y se orienta hacia la adopción de medidas que permitan el fomento de la investigación, la enseñanza y la difusión de la ciencia y la tecnología; la formación y perfeccionamiento de personal científico; el intercambio de informaciones, y la transferencia y adaptación a los países latinoamericanos del conocimiento y las tecnologías generadas en otras regiones.

En el cumplimiento de estas premisas fundamentales, el programa de monografías representa una contribución directa a la enseñanza de las ciencias en niveles educativos que abarcan importantísimos sectores de la población y, al mismo tiempo, propugna la difusión del saber científico.

La colección de monografías científicas consta de cuatro series, en español y portugués, sobre temas de física, química, biología y matemática. Desde sus comienzos, estas obras se destinaron a profesores y alumnos de ciencias de los primeros años de la universidad; de estos se tiene ya testimonio de su buena acogida.

Este prefacio brinda al Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico de la Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos la ocasión de agradecer al doctor Jorge E. Rabinovich autor de esta monografía, y a quienes tengan el interés y buena voluntad de contribuir a su divulgación.

mayo de 1978

ÍNDICE

Página

INTRODUCCIÓN

Hay muchas razones intrínsecas por las cuales el estudio de las poblaciones constituye, hoy en día, un aspecto central de la ecología. En lo que atañe en especial a poblaciones animales, hay tantas incógnitas que incitan el intelecto del estudioso que ello explica la espontánea curiosidad científica que han motivado muchísimos de los pasados y presentes estudios sobre poblaciones animales. Es bien sabido que, en general, los animales se pueden reproducir con tal rapidez que cualquier especie podría cubrir la superficie de la Tierra en un lapso relativamente corto; y sin embargo, esto no ocurre. La mayoría de las especies permanecen muy por debajo del tamaño poblacional que su capacidad reproductora les permitiría alcanzar. ¿Qué es lo que regula el tamaño de las poblaciones de tales especies? ¿A qué se debe que el rápido aumento en número que se observa al comienzo de casi todas las poblaciones animales, es decir, en condiciones relativamente apropiadas, no continúe indefinidamente? Ligados a este tipo de problemas hay otros también de interés, como el caso de las especies que permanecen por largo tiempo con poblaciones sumamente escasas o raras, y de pronto sufren una súbita e impresionante explosión poblacional. ¿Qué es lo que caracteriza a las especies que muestran fluctuaciones sumamente regulares en el número de su población, mientras otras son casi permanentemente raras y muy escasas?

Además de su interés teórico, este tipo de problemas tiene implicaciones y consecuencias de gran significado práctico. A los ecólogos de insectos, por ejemplo, les preocupa saber de que manera se podría reducir el número de plagas de insectos que destruyen los cultivos o los bosques; para ello es importante conocer, primero, qué es lo que determina la frecuencia con que aparece una cierta plaga, o porqué sobreviene su explosión poblacional. De la misma manera los biólogos pesqueros han estado siempre interesados en dilucidar problemas similares en las poblaciones de peces, sólo que, en este caso, lo que interesa es averiguar cómo hacer para que aumente la cantidad de pescado que llega a los mercados de una manera sostenida, es decir, sin merma de cosechas futuras. También los conservacionistas necesitan conocer las respuestas a esas preguntas, al parecer tan académicas, a fin de asegurar la conservación de tantas especies en peligro de extinción.

Entre los años 1950 y 1960, se produjo una convergencia de dos importantes ramas del estudio de las poblaciones: la dinámica de poblaciones y la genética poblacional. En estos momentos es casi imposible separar la una de la otra; los geneticistas de poblaciones han reconocido que todas sus conclusiones y elaboraciones carecen de sentido si no establecen e incluyen los aspectos fundamentales de tipo ecológico que caracterizan a la población cuyos problemas genéticos desean estudiar.

De igual forma, los ecólogos de poblaciones no se desligan ya de los cambios que observarán en la composición genética de la población; reconocen la gran importancia de la selección y de las presiones que afectan a los parámetros que están determinando y, finalmente, también reconocen la enorme importancia del factor espacio-tiempo en el estudio de la ecología poblacional. A lo largo de esta monografía se tratará de reflejar el enfoque cuantitativo y evolutivo que tiene hoy en día la ecología de las poblaciones animales.

1

LA ABUNDANCIA DE LAS POBLACIONES

EL CONCEPTO DE POBLACIÓN

Desde el punto de vista ecológico los seres vivos se organizan en *poblaciones*, las cuales constituyen a su vez *comunidades*; del mismo modo las comunidades forman *ecosistemas*; estos se agrupan en *biomas*, y la totalidad de estos integran la llamada *biosfera*. Esta organización de la materia, que por conveniencia hemos enfocado hacia la organización biológica de la materia, no es el resultado de una organización casual, sino que las unidades mencionadas se han reconocido como unidades naturales justamente por representar nuevos niveles de organización caracterizados por *propiedades emergentes*.

¿Qué se entiende por propiedades emergentes? ¿Qué es lo que caracteriza a los niveles emergentes de la materia? Se entiende por niveles emergentes aquellas categorías de organización de la materia en las cuales hay propiedades o características que no se expresan por la simple adición de las propiedades o características de los elementos que las constituyen. Como nivel emergente, es decir, como una unidad natural de organización de la materia biológica a nivel ecológico, la población representa algo más que la superposición de individuos.

¿Cuáles son las propiedades o características propias del nivel de organización poblacional que no se encuentran en cada uno de los individuos que integran una población? Si se busca una respuesta a esta pregunta, si se tratara de identificar y elaborar cuáles podrían ser tales propiedades, se estaría en posesión de una definición del concepto de población biológica. Desde luego, esto sólo probablemente no baste, y por ello se observará que la mayor parte de las definiciones o interpretaciones del concepto de población incurren en cierto grado de arbitrariedad, al incluir en la definición de población factores ajenos al nivel de emergencia que caracteriza a la población como un nuevo nivel de organización de la materia biológica. Por ejemplo, es costumbre aceptada ya suponer que una población debe ocupar un área determinada de espacio, área que nunca se conocerá por completo, que es arbitraria porque sus dimensiones sólo pueden fijarse artificialmente, y que nunca garantizará el conocimiento preciso de la población que se investiga. También, aunque arbitraria, es mucho más razonable la condición de que una población debe estar constituida por un conjunto de individuos de la misma especie. Dentro de estas limitaciones, se podría decir que este nuevo nivel de organización biológica es un "conjunto de individuos pertenecientes a la misma especie, que ocupan un área dada, entre los cuales es de importancia el intercambio de información genética, y que comparten atributos tales como tasa de natalidad, tasa de mortalidad, proporción de sexos, distribución por edades; atributos típicos de un nuevo nivel de organización" (Cole, 1957).

Una definición como ésta requiere una serie de aclaraciones. Por un lado se puede observar, como se dijo en la introducción, que se da cierto peso al aspecto del intercambio de información genética, y se debe recordar que las propiedades genéticas son de índole evolutiva. Sin embargo, el requisito y la importancia atribuida al intercambio de información genética crean una serie de dificultades, en particular la debida a la poca frecuencia del hallazgo de poblaciones mendelianas en la naturaleza (recuérdese que se llama población mendeliana aquella cuyos individuos tienen la misma probabilidad de encuentro y de apareamiento entre sí, sea cual fuere su ubicación). Esto implica el reconocimiento de la heterogeneidad del ambiente en que se hallan los individuos que constituyen una población.

¿Son las propiedades de tipo cuantitativo, como las mencionadas tasas de natalidad y mortalidad, la proporción de sexos y la distribución por edades una simple estadística de propiedades existentes al nivel de los individuos que componen la población, o se trata de propiedades que realmente reflejan el nuevo nivel emergente? Es difícil contestar esta pregunta, ya que muchas de las expresiones utilizadas para caracterizar los atributos poblacionales varían desde simples estadísticas donde las propiedades individuales se añadieron en una forma sumamente tosca al nivel poblacional (por ejemplo, fecundidad de las hembras de una población de insectos), hasta otras altamente elaboradas que se podrían considerar como verdaderos atributos poblacionales (por ejemplo, el patrón de disposición espacial de una población o el tipo de crecimiento poblacional).

Cabe reconocer tres grupos, diferentes entre sí, en cuanto a los atributos emergentes:

Nivel de Organización	Atributos Emergentes
individuo	Variables ecofisiológicas: eficiencia energética, ritmos, respuestas fisiológicas, características etológicas, etc.
población	Crecimiento poblacional, parámetros poblacionales, fenómenos sociales, competencia intraespecífica, respuestas numéricas y funcionales, etc.
comunidad	Tramas tróficas, estabilidad, sucesión, diversidad, relaciones interespecíficas, etc.

NOCIÓN DE ABUNDANCIA POBLACIONAL

Debido a su posición intermedia y a las íntimas relaciones que tienen con el nivel de individuos y el nivel de comunidades, los estudios de distribución y abundancia de las poblaciones animales engloban, en cierta medida, la parte más esencial de toda la ecología animal. En efecto, cuando se trata de responder a las preguntas ¿por qué hay aquí cierto número de animales de una misma especie y no más allá? ¿por qué los individuos de una población alcanzan aquí cierto tamaño poblacional y en

otro lado otro diferente? Las respuestas, en cuanto implican utilización de mecanismos ecofisiológicos al nivel individual y de interrelaciones con otros organismos de la comunidad en que estos viven, tienen prácticamente un carácter que engloba la ecología como un todo. Más aún, se puede ser más estricto y reducir la parte esencial de la ecología, por medio de la ecología de poblaciones, a un problema de abundancia, ya que se puede decir que la ausencia es una abundancia igual a cero.

Es por ello que la abundancia de individuos de una población animal dada es índice importante de una serie de problemas ecológicos, tanto de carácter físico del ambiente, como históricos, como de sus relaciones con otras poblaciones. De una manera muy general se distinguen tres tipos de factores (de carácter biológico, sin considerar los de tipo físico) que determinan la abundancia y distribución de las poblaciones animales relacionables con los tres niveles de integración de la materia a que se hizo referencia:

Factores	Niveles
Dispersión	Individuo y población
Comportamiento y relaciones intraespecíficas	Individuo y población
Interrelación con otros organismos	Población y comunidad

Desde luego ésta es una clasificación de un alto grado de agregación, es decir, donde "factor" engloba muchos procesos y efectos interrelacionados Pero lo que importa es destacar que la abundancia de individuos en la naturaleza, que es un reflejo del tamaño de las poblaciones animales, está determinada por gran número de factores, y la respuesta a cuáles son y cómo actúan tales factores dará una visión profunda del funcionamiento del sistema ecológico.

EVALUACIÓN DE LA ABUNDANCIA DE LA POBLACIÓN

Debido a la importancia que tiene la noción de abundancia de los animales en la naturaleza, hay varias maneras de describirla. Una de las más comunes es la razón del número de individuos al área de la superficie o al volumen que ocupan. Esta razón se llama *población relativa* o *densidad de población*. Además se puede utilizar como unidad poblacional, no el número de individuos, sino la biomasa de la población. Así, por ejemplo, 85 m^3/ha de caoba en un bosque, 7500 individuos de una especie de colémbolo por m^3 de suelo, o 1500 kg de peces por hectárea de superficie oceánica, son todas medidas de densidad de población.

Es recomendable mantener clara la diferencia entre estos índices de abundancia, como *densidad poblacional bruta*, y otros índices de abundancia que se podrían llamar densidad poblacional ecológica o también *densidad poblacional específica*. Esta última, al igual que la an-

terior, expresa el número de individuos de la población o la biomasa total de la población, pero en vez de hacerlo por unidad de superficie o unidad de volumen, en un área o volumen arbitrario y especificado, se mide por unidad de espacio de *hábitat disponible*, es decir, por la cantidad de espacio o volumen que realmente pueden utilizar los individuos de tal población. Así, es también un índice de la abundancia de una población del insecto vector de la enfermedad de Chagas (chipo o vinchuca) la medida de, por ejemplo, 700 chipos por casa.

Es también común utilizar *índices de abundancia relativa*, es decir, una serie de índices que no dan una idea cabal de la abundancia por unidad de área o volumen, ya sea en número de individuos o en biomasa, sino que expresan si una población es más o menos abundante que otra, ya sea en un cierto momento o en un cierto espacio. Índices de abundancia relativa serían, por ejemplo, el número de aves de una cierta especie vistas en una hora de observación, o el número de kilos de pescado obtenidos mediante un cierto esfuerzo de pesca en términos de horas/hombre o potencia del barco/trama de la red.

CURVAS DE POBLACIÓN

Una vez hecha la estimación de la abundancia de determinada población animal, una de las formas en que se puede utilizar esta información es representarla en un gráfico que permita observar las *variaciones de dicha abundancia a lo largo del tiempo*. La representación gráfica de tales variaciones en función del tiempo se denominan *curvas de población*.

Las curvas de población total representan el total de individuos de la población, es decir, la densidad total en función del tiempo, independientemente de cuáles sean las fases del ciclo de vida representadas en la población en cada momento. Supongamos que se trata de un insecto como el mencionado transmisor de la enfermedad de Chagas, *Rhodnius prolixus*, el cual pasa por cinco estadios ninfales de desarrollo antes de llegar a la fase adulta. En la figura 1 se encuentran los resultados de un muestreo de esta especie, en que se utilizó la densidad ecológica o específica como estimación de su abundancia (la unidad de hábitat es la casa); en ella se observa que el tamaño de la población total es la suma de los tamaños de población de cada uno de los estadios de desarrollo, incluso la fase adulta.

Cuando, como ocurre en regiones de clima templado o en las tropicales con una estación de lluvias sumamente marcada, hay una única temporada de reproducción, las poblaciones se presentan en general en forma de generaciones discontinuas. Imaginémonos una población de insectos y que en la estación de reproducción las hembras depositan sus huevos y luego mueren. De dichos huevos surgen a su debido tiempo larvas que pasan por varios estadios durante los cuales se alimentan y crecen; en general suelen tener un largo estadio pupal, con o sin diapausa o hibernación, que lleva al estado de adulto cerca de la nueva temporada de reproducción; todo esto ocurre en general una vez al año. Cuando se da una situación de generaciones discretas como la que se acaba de mencionar, se suele observar que, en general, se produce en la curva un gran pico correspondiente a la temporada de reproducción, que es cuando el número de huevos depositados predomina (Fig. 2A).

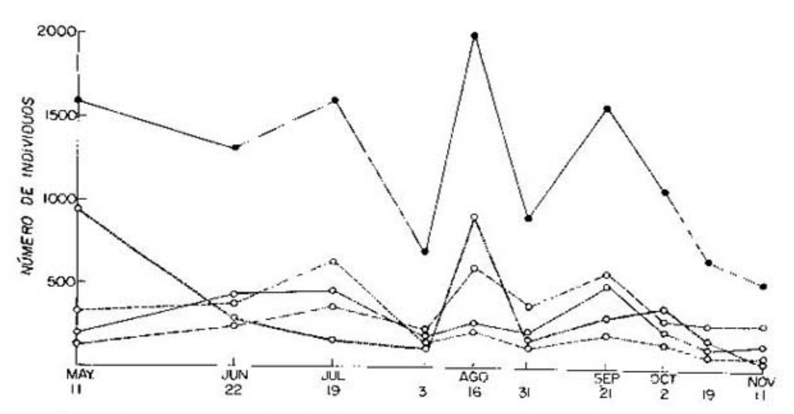


Fig. 1. Fluctuación de la población de *Rhodnius prolixus* (Hemiptera: Reduviidae), vector de la Enfermedad de Chagas en Venezuela. El número de individuos representa el tamaño poblacional en una casa del caserío Hacienda Vieja, Estado Cojedes, Venezuela. Estimación por el método captura-marcaje-recaptura. —●— Población total; —o— V estadio; ----o---- IV estadio; ...... III estadio; ——o—— adultos.

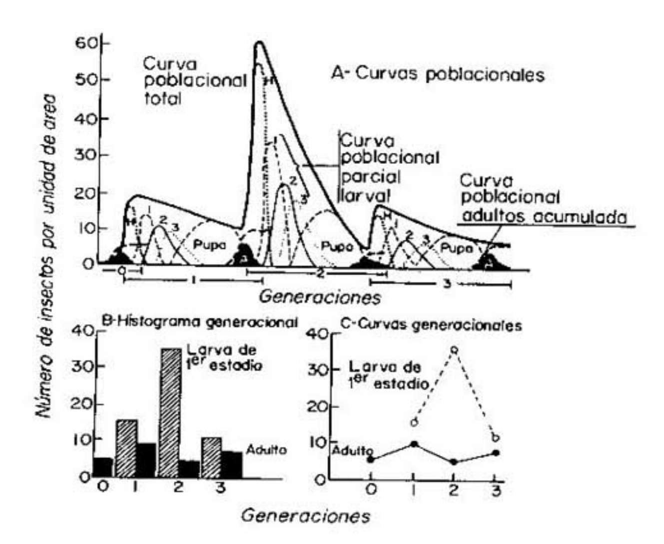


Fig. 2. Análisis de la abundancia de la población en el tiempo de tres generaciones de un insecto hipotético, con el propósito de ilustrar las diferencias entre curvas de población (A), histogramas generacionales (B) y curvas generacionales (C). (Tomada de Varley, G.C., Gradwell, C.R. y Hassell, M.P., Insect Population Ecology, an Analytical Approach, 1973. Cortesía de Blackwell Scientific Publications Ltd.)

Las *curvas de población parciales* representan por separado diferentes sectores de la población (edades, sexo, castas, etapas de desarrollo, etc). Así, por ejemplo, en el caso de un insecto, es frecuente representar por separado el número de huevos, el número de larvas de diferentes estadios, el de pupas y el de adultos presentes (Fig. 2A). A veces puede ocurrir que, durante cierto período, toda la población esté compuesta de individuos en un solo estadio de desarrollo, en cuyo caso la curva de población parcial coincide con la de población total.

En el caso de otras especies de animales que no sean artrópodos, como aves, mamíferos o reptiles, también es frecuente y muy importante representar en las curvas de población las varias fases del ciclo de vida. Desde luego, en estos tipos de animales el problema más inmediato es el reconocimiento de las diferentes edades; este problema se estudiará en más detalle al tratar de las Tablas de Vida.

Si se tiene una situación como la de la figura 2, con una población de insectos cuyo ciclo de vida es de tipo estacional, y se tiene información sobre la abundancia, en el tiempo, durante un período suficientemente largo, se tendrá entonces también una estimación del número de individuos que pasan de un estadio de desarrollo a otro a lo largo del tiempo; se puede entonces agrupar el número de individuos de cada uno de dichos estadios en cada una de las generaciones y obtener un gráfico de dicho resultado en función del número de la generación. El resultado de este proceso se observa en las figuras 2B y 2C, denominadas respectivamente *histograma generacional* y *curva generacional*. Las cifras utilizadas, por ejemplo, en el histograma generacional de los adultos, son el pico de la población adulta acumulada para cada generación. Lo más lógico es representar estos resultados en forma de histograma, aunque también se suele representar esta información en forma de una curva de generación o generacional (Fig. 2C), en la cual se han unido con líneas los puntos de las sucesivas generaciones. Aunque esto es visualmente recomendable, no es lógico porque al unir los puntos no se están representando los valores intermedios que la población pudo haber tomado entre dos generaciones sucesivas.

REPRESENTACIÓN DE LAS FLUCTUACIONES DE LA POBLACIÓN

Al describir gráficamente las variaciones de la abundancia de las poblaciones en el tiempo, es frecuente encontrarse con la dificultad de que la escala no permite una representación adecuada. Es muy usual que durante ciertos períodos la población tenga valores numéricos tan altos que enmascaren e impidan visualizar adecuadamente los cambios en otros intervalos de tiempo. Esto se resuelve utilizando una escala logarítmica, la cual no sólo soluciona este tipo de problema, sino que, desde otro punto de vista, aun cuando no parezca intuitivo, tiene mayor sentido ecológico. En efecto, imagínense dos poblaciones que, después de un muestreo, producen a lo largo del tiempo las siguientes estimaciones de abundancia de población (Watt, 1973):

Año	Población A	Población B
1	3	302
2	18	526

Continuación:

3	70	721
4	25	613
5	7	347
6	2	234
7	4	372
8	21	523
9	90	876
10	13	440

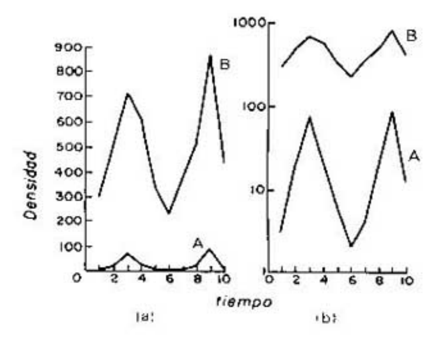


Fig. 3. Variaciones poblacionales en dos poblaciones hipotéticas (A) y (B) cuando se dibujan en papel aritmético (a) y en papel semilogarítmico (b). (Tomada de Watt, K.E.F., Principles of Environmental Science, 1973. Cortesía de McGraw-Hill Book Co.)

La figura 3 constituye una representación gráfica directa, en escala numérica, de la variación de la abundancia de ambas poblaciones en función del tiempo. Se puede observar que la especie A tiene un nivel de abundancia mucho menor que la especie B, y que esta última tiene al parecer una fluctuación poblacional mucho más acentuada. Sin embargo, cuando se analizan los mismos datos en forma logarítmica (Fig. 3) se ve que la impresión se invierte por completo; la especie A, aun cuando acusa niveles de abundancia relativamente bajos, tiene una fluctuación numérica *relativa* mayor que la población B; en otras palabras, se podría decir que la población A es mucho más inestable que la población B. Otras ventajas de la representación gráfica en escala logarítmica es que de esta manera variaciones de población, tales como las que resultan de la producción de un número *fijo* de huevos por hembra, en el caso de algún insecto, por ejemplo, durante el período de reproducción, *aparecerán como incrementos iguales* de la población, no importa cuán grande o pequeña esa población sea en un momento dado. De manera similar, reducciones proporcionales de la población causadas por algún factor de mortalidad son más fáciles de relacionar entre sí logarítmicamente, debido a que una caída en número de 50% será siempre una reducción de la población de 0,3, cuando se utilizan logaritmos.

TIEMPO ECOLÓGICO Y TIEMPO EVOLUTIVO

Hasta ahora se han presentado, de una manera breve e introductoria, algunas de las características de la representación de las varia-

ciones de la abundancia de las poblaciones en el tiempo. El tiempo, tal cual como se ha utilizado aquí se refiere al *tiempo ecológico;* el cual puede definirse de una manera muy general como el tiempo que se mide en unidades de generaciones: series de tiempo de variación de la abundancia poblacional del orden de diez o veinte generaciones describen un proceso poblacional en el tiempo a nivel ecológico. Sin embargo, como se recalcó en la introducción, las poblaciones en el tiempo también varían desde un punto de vista genético. El tiempo, en este caso, suele ser un *tiempo evolutivo,* de un orden mucho mayor que el tiempo ecológico. Sin embargo, a nivel poblacional, y desde el punto de vista de la selección y de la adaptación de las poblaciones a factores del ambiente, se dan a menudo procesos de cambio a nivel genético con tasas que permiten detectarlos en unidades de tiempo ecológico. Esto se explica cuando se observa que los procesos de adaptación de las poblaciones ocurren a tasas que dependen del tiempo generacional. Esto se verá con más detalle más adelante, cuando se analice la importantancia del tiempo generacional como uno de los más importantes parámetros de las poblaciones.

Se ha observado que la dependencia de la tasa de selección del tiempo generacional se debe a que la tasa de selección natural varía directamente con la *diferencia* en la tasa a la cual los diferentes genotipos aportan genes a las generaciones subsecuentes. Si un genotipo tiene la mitad del tiempo generacional de otro, es decir, si un genotipo se reproduce el doble de rápido que otro, en igualdad de condiciones, sus genes pasarán el doble de rápido, y eventualmente se transformará en un gen dominante en la población. Por cierto que la velocidad o tasa de selección no sólo depende del tiempo generacional, sino que también es muy importante, entre otros factores, el grado de ventajas selectivas de un genotipo sobre otro. Tiempo atrás se creía que estas ventajas solían ser pequeñas, que rara vez excedían el 1%, pero actualmente se han evaluado ventajas de adaptación que pueden exceder el 25%. Ejemplo de esto último es el conocido caso de melanismo industrial en *Biston betularia,* cuya forma melánica (negra) tiene una ventaja aproximada del 30% respecto de la forma pálida. De todas maneras, ya sea en función del tiempo generacional, de las ventajas adaptativas, o de otros factores (como las preferencias en el apareamiento y, en general, variaciones del comportamiento) se debe tener siempre presente que aun en lapsos de tiempo ecológico pueden ocurrir cambios genéticos de importancia para la dinámica de la población.

La importancia y extensión de los cambios en la composición genética de una población dependen también del factor espacio. Una población animal con una densidad dada y que ocupa un área pequeña ofrece probabilidades de cruce entre los diferentes individuos de la población muy distintas de las de otra población que, con la misma densidad, ocupa un área mucho mayor. Por otra parte, la importancia del área ocupada, así como la continuidad de la distribución, no sólo se refiere a los aspectos de tipo genético, sino también a la propia dinámica de la población. Ambos aspectos están íntimamente relacionados, y tanto la regulación de las poblaciones animales (como se verá más adelante) y las posibles variaciones genéticas que ocurren en dichas poblaciones, dependen en gran medida no sólo del área total de distribución, sino del patrón de disposición espacial.

ABUNDANCIA EN EL TIEMPO Y EN EL ESPACIO

En general las poblaciones animales se encuentran distribuidas a lo largo de áreas geográficas relativamente amplias, pero rara vez de una manera totalmente continua. En la distribución de la población de una especie puede reconocerse una zona central, en la cual tanto las formas de adaptación como las densidades poblacionales pueden considerarse óptimas; y también hay zonas periféricas, donde la adaptación de las poblaciones y su correspondiente densidad suelen ser menores. Desde luego, también fuera de las áreas periféricas pueden encontrarse algunos individuos, aunque de manera ocasional. Las presiones de selección en las poblaciones marginales y centrales suelen ser muy diferentes y lo mismo ocurre con la dinámica poblacional; a su vez todo esto se complica por el hecho que hay un permanente flujo de individuos de las zonas centrales a las marginales y viceversa.

En la figura 4 se ha representado un modelo hipotético de distribución de un saltamontes en función de poblaciones marginales y centrales, en este caso la distribución está relacionada con un claro gradiente de humedad. Si se imagina ahora una población que ocupa un área extensa, donde las zonas favorables y desfavorables pueden alternarse de una manera variada y compleja, y al mismo tiempo se imagina que dicha población ha sido estudiada a lo largo del tiempo, se tiene una situación donde se observa la interacción permanente en el tiempo y en el espacio.

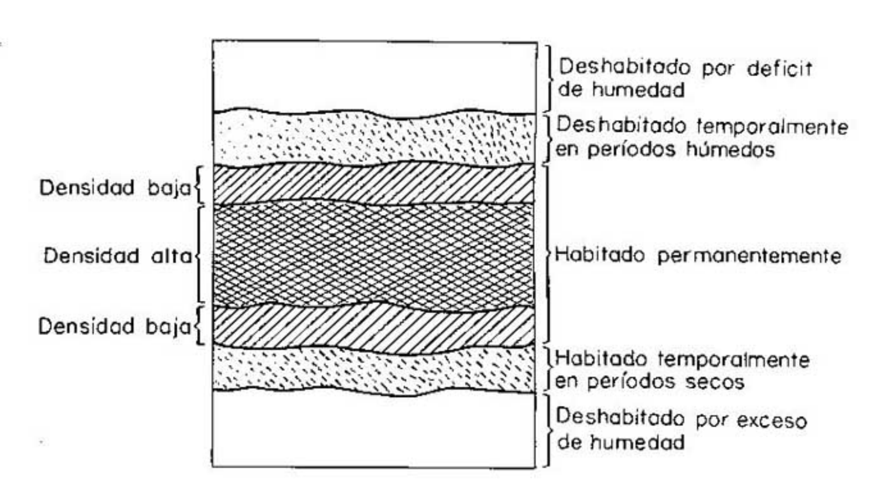


Fig. 4. Modelo hipotético de la distribución de una población animal, basado en el estudio de la ecología poblacional de la langosta de tierra *(Austroicetes cruciata)* en Australia, la cual está limitada al Norte por el desierto y al Sur por un área con exceso de precipitación (Tomada de Andrewartha y Birch, The Distribution and Abundance of Animals, pag. 782, 1954. Reproducida con permiso de The University of Chicago Press.)

2

EL MUESTREO DE POBLACIONES ANIMALES

El ecólogo de poblaciones animales necesita saber qué número de animales habita el lugar objeto de estudio, cualquiera que sea el enfoque de su trabajo; a veces esa información le es necesaria para determinar la disposición espacial de las poblaciones (aspecto que se verá en el próximo capítulo), otras para saber cómo ha cambiado con el correr del tiempo. Incluso estudios aparentemente alejados del aspecto numérico de la ecología animal, tales como la energética, el comportamiento y los cambios genéticos, llevan implícitos una evaluación del número de individuos que constituyen una población.

El *censo* de una población, es decir, el recuento de los individuos que la componen puede ser difícil por varias razones. Las más obvias son: limitaciones de tiempo, de personal, de dinero, riesgos de interferencia o destrucción incluso de la población, inaccesibilidad a todos los individuos y destrucción del hábitat. Por esto, en la mayoría de los casos, el ecólogo se ve forzado a recurrir a técnicas de *muestreo* para *estimar* el verdadero tamaño de la población a partir del recuento parcial de los individuos (o de sus productos).

FACTORES QUE AFECTAN EL MUESTREO

Aunque la eficiencia de un muestreo depende de muchos factores, por conveniencia se agruparán como sigue:

1. Efecto de la Disposición Espacial y/o Variación Temporal de la Población

La importancia de la disposición espacial de los individuos se discutirá en el próximo capítulo, pero aquí se puede anticipar que un mismo método de muestreo puede dar resultados muy distintos según que la población tenga una disposición espacial regular, al azar o apiñada. Esto obliga a elegir cuidadosamente tanto el método de muestreo como la *escala* de muestreo, es decir, el tamaño relativo de cada unidad de la muestra. Más adelante se presentarán con más detalle los métodos de muestreo y la importancia del número de muestras; así, pues, por ahora se verá brevemente el problema de su escala.

Si la disposición espacial de los individuos es al azar, el tamaño de cada unidad de la muestra no importa y se elige sólo por conveniencia práctica. Cuando, y esto es lo más común, la disposición espacial deja de ser al azar, y pasa a ser contagiosa, la varianza de la distribución es máxima cuando el tamaño de cada unidad de muestra es aproximadamente igual al área media de los agregados de individuos. Como es poco menos que imposible determinar *a priori* la escala de esos arreglos, y como estos se repiten muchas veces a escalas mayores, el tamaño de cada unidad de muestra se elige arbitrariamente.

La "distribución" temporal también puede afectar profundamente los resultados del método de muestreo, ya que cada especie animal tiene su propio ritmo de actividad y comportamiento. Más adelante se verá su importancia en el muestreo sistemático, donde se tienen en cuenta estos efectos.

2. Efectos Metodológicos Instrumentales y Personales

Una vez establecido un diseño de muestreo, el llevarlo a la práctica implica una serie de etapas (selección de las unidades de muestreo, recolección de los animales, recuento de individuos) que requieren en grado mayor o menor instrumentos, trampas y aparatos, que a su vez son manejados, manipulados o leídos por personas. Es así que cada una de estas etapas representa una operación de la cual depende la eficiencia del muestreo. No se hará aquí un análisis completo de estos factores, pero a guisa de ejemplo se mencionarán tres de ellos (los detalles numéricos se pueden ver en Lewis y Taylor (1967)):

a) Efecto de la variabilidad del observador

Si se seleccionan dos personas para llevar a cabo por el mismo método manual (por ejemplo, búsqueda directa o golpes de red) una recolección de insectos en dos zonas adyacentes de igual extensión y al mismo tiempo resultarán dos efectos: por un lado, por ser el método subjetivo y selectivo, habrá una mayor frecuencia de insectos grandes que pequeños y, por otro lado, los resultados obtenidos por una de las personas rara vez coincidirán con los obtenidos por otra.

b) Efecto de la técnica de captura

Lewis y Taylor (1967) demostraron que en un terreno con vegetación natural en el que se colocaban de a pares trampas de dos tipos para insectos terrestres (separadas entre sí no más de 1 metro), se obtenía como resultado que el número de insectos en las trampas de agua era 2,8 veces mayor que en las trampas pegajosas, aunque los valores de estas últimas eran mucho menos variables.

c) Efecto de la variabilidad en la respuesta de los animales

Diferentes especies animales son atraídas de manera distinta por diferentes tipos de trampas o cebos. Pero incluso cuando interesa analizar la población de una especie en particular, los resultados de un muestreo están afectados en una medida apreciable por la variabilidad de la respuesta de cada individuo que compone la población. Así, por ejemplo, en la aplicación de las técnicas de captura-marcado-recaptura, algunos individuos tienden a "aficionarse" a las trampas, mientras que otros desarrollan un rechazo por ellas.

DEFINICIONES

Censo: Consiste en contar o enumerar por completo los animales (a) sobre un área especificada en un momento dado o (b) en un intervalo dado de tiempo en un punto definido del espacio.

Censo muestral: Es la enumeración completa de los animales de (a) una muestra de un área dada en un momento específico, o (b) un intervalo de tiempo de muestreo en un punto específico del espacio.

Índice censal: Es una proporción que en alguna medida está relacionada con el total de animales de una población dada. El censo muestral es un caso particular de los índices censales.

Estimación censal: Es la estimación del número total de animales de una población de una especie dada que resulta de un índice censal.

Exactitud de un estimador: Es una medida del grado de confianza que cabe razonablemente esperar de la estimación de la cantidad que está siendo considerada.

Precisión de un estimador: Es una medida de cuán cerca se puede razonablemente esperar que una estimación se aproxima a su valor esperado.

Sesgo de un estimador: Es la diferencia entre el valor estimado por un estimador y la cantidad real que está siendo considerada.

Overton (1971) compara el proceso de estimación estadística con el del tiro al blanco (Fig. 5). Las analogías específicas que se derivan de dicha comparación son las siguientes:

a) el centro del blanco equivale al parámetro que está siendo estimado;

b) el proceso de apuntar y disparar bajo un conjunto particular de condiciones es análogo al proceso de recoger los datos y hacer una estimación bajo un conjunto dado de circunstancias;

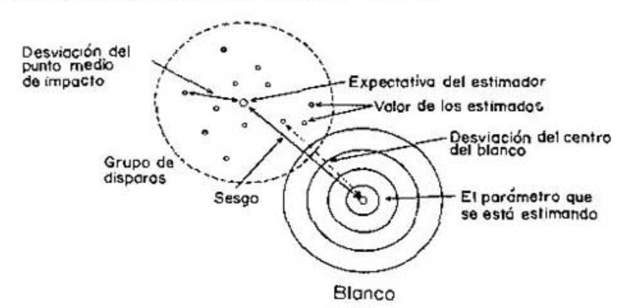


Fig. 5. Ilustración mediante un modelo gráfico de la analogía entre la estimación por muestreo y los disparos con un rifle. La varianza es la desviación media cuadrática alrededor del punto medio de los impactos. El error cuadrático medio es la desviación media cuadrática alrededor del centro del blanco. Un rifle con un grupo compacto de impactos tendrá alta "precisión", aun cuando el centro de los mismos esté alejado del centro del blanco. Acomodando la elevación y/o tomando en cuenta el viento pueden cambiar el sesgo y la exactitud (o sea mejorar la "puntería"), pero afectará la "precisión". (Tomada de Overton, W. S. *En*: Wildlife Management Techniques, R. H. Giles (editor), 1971. Cortesía de The Wildlife Society.)

c) la ubicación de un impacto es análoga al valor de un estimado.

Imagínese ahora que después de una práctica de tiro se hizo una *gran* cantidad de disparos al blanco. En tal caso se pueden continuar las analogías, suponiendo:

d) el punto medio de los impactos es análogo a la *esperanza o expectativa* del estimador, ya que es hacia donde se apunta el rifle, *en promedio*;

e) la precisión del estimador es análoga a la *dispersión* de los impactos *alrededor del punto medio de los mismos*; la medida estadística de esta propiedad es la varianza; por lo tanto, cuanto mayor sea la dispersión, menor será la precisión;

f) la dispersión del grupo de impactos *respecto del centro del blanco*, es análoga de la exactitud; la medida estadística de esta propiedad es el error cuadrático medio;

g) la distancia entre el punto medio de los impactos y el centro del blanco es el *sesgo* del estimador.

Esta analogía nos permite visualizar, de manera intuitiva, los posibles errores que se pueden producir en el proceso de muestreo de una población animal para obtener un estimador de algunos de sus parámetros. Así, por ejemplo, se dirá que una cierta fórmula estadística para estimar la densidad poblacional tiene una alta precisión, cuando las sucesivas estimaciones están muy cercanas unas de otras, es decir, su varianza es pequeña. Por otra parte, se dirá que su exactitud es alta, cuando la dispersión alrededor del verdadero valor que se desea estimar es también baja. El sesgo, que es una medida de error de muestreo muy importante, indicará cuál va a ser el error constante que se está introduciendo con un método específico de muestreo. Continuando la analogía del ejercicio de tiro al blanco, un proceso de muestreo que produzca un estimador de la densidad poblacional muy sesgado, es similar a la situación de un excelente tirador, que tiene una alta precisión: todos sus disparos están muy cerca unos de los otros, pero producen impactos alejados del verdadero centro del blanco; esto nos indicaría que es una situación en la cual la mira no está bien centrada.

SELECCIÓN DEL TIPO DE MUESTREO

En el proceso de optar por un cierto tipo de muestreo, debe suponerse que el investigador está familiarizado con la ecología de la especie que desea estudiar y con las características ambientales y los patrones de comportamiento más relevantes de dicha especie, en las condiciones dadas. Por ello la decisión de los tipos de muestreo, desde los métodos empleados para coleccionar los datos, hasta la forma en que se opta por una cierta fórmula de cálculo, dependerá de la especie, de la época del año, del hábitat, del propósito del estudio, y de muchos otros factores y características de la situación que, de manera inevitable, influenciarán las observaciones y por ello también la validez de los métodos.

Hay muchas maneras de tipificar los muestreos para estudios de poblaciones animales, pero podemos suponer que son tres los tipos principales de factores que afectan nuestra decisión:

a) la selección de la unidad de muestreo,

b) la selección del número de muestras (unidades muestrales) y

c) la selección del programa de muestreo, o tipo de muestreo *senou stricto*.

Estos tres aspectos son por completo interdependientes. En la introducción de este capítulo ya se ha mencionado algo sobre la selección de la unidad de muestreo y las dificultades que a menudo ello implica; en especial en cuanto a la importancia de la selección del tamaño de la unidad de muestreo (fundamentalmente en relación con la disposición espacial de la población). Veamos entonces los otros dos aspectos.

1. Determinación del Número de Muestras

Es muy frecuente que se pregunte, antes de iniciar un estudio, ¿cuántas muestras he de tomar? Poca gente se da cuenta que es totalmente imposible responder esta pregunta de una manera rigurosa sin haber hecho antes un *muestreo preliminar*. Hay en estadística una fórmula muy sencilla de estimar lo que se denomina *error estándar* de la media, y se calcula mediante la fórmula $s/\sqrt{n}$ (donde s es la desviación estándar de la estimación y n el número de muestras en que se basó dicha estimación). Es obvio, por las características de esta fórmula, que para una desviación estándar dada, el error estándar es una función lentamente decreciente del número de muestras. Esta propiedad se puede utilizar para determinar el número de muestras necesarias. Podremos decidir, por ejemplo, que es tolerable un error estándar del 10% alrededor de la media (lo cual es un error muy razonable y con el cual se daría por satisfecho cualquier ecólogo). De manera que si se ha llevado a cabo un muestreo preliminar que da una idea del valor de la media, y de la desviación estándar, entonces el tamaño del muestreo, en el sentido del número de muestras requeridas para estimar la densidad de las poblaciones animales, estará dado por la relación (donde $\bar{x}$ es la media):

$$(s/\sqrt{n})/\bar{x} = 0,1 \quad \text{o} \quad n = 100\,(s^2/\bar{x}^2).$$

Hay otras formas de determinar el número de muestras de nuestro esfuerzo de estimación con mayor precisión, pero esto dependerá de las situaciones particulares de cada caso. La fórmula expuesta, basada en un error estándar prefijado, supone que la población cuya densidad se desea estimar está distribuida al azar.

2. Programa de Muestreo

Se entiende por tal el "plan" o diseño con arreglo al cual se lleva a la práctica el recuento de los animales en unidades de muestreo de tamaño y número ya fijados. En otras palabras, si se ha decidido que un cierto muestreo estará compuesto de 100 unidades de muestreo de

tamaño 1 × 1 metro, ¿cómo proceder? Se responderá a esta pregunta, resumiendo los principales programas de muestreo utilizados para estimar parámetros en ecología de poblaciones.

Aunque las características de aleatoriedad (azar) intervienen en muchos programas de muestreo, hay sólo dos que son por completo al azar: el muestreo al azar simple y el muestreo al azar estratificado.

a) **Muestreo al azar simple.** Este tipo de muestreo, conocido también por muestreo al azar no restringido, muestreo al azar sin reemplazo, o simplemente "al azar", es un método que permite seleccionar n unidades de muestreo de entre N unidades posibles, de tal manera que cada una de las posibles combinaciones de selección tenga las mismas probabilidades de ser elegida. De una manera más rigurosa se puede decir que si el total de posibles muestras es N, entonces el número de *combinaciones* de n muestras tomadas de entre un total de N está dado por:

$$_NC_n = \binom{N}{n} = \frac{N!}{n!\,(N-n)!}$$

Póngase como ejemplo numérico que si el total de unidades posibles es $N = 5$, las cuales designaremos por A, B, C, D y E, y se quiere estimar la población a partir de $n = 3$ unidades muestrales, entonces

$$_5C_3 = \binom{5}{3} = \frac{5!}{3!\,2!} = 10$$

que es el número de las siguientes combinaciones posibles: *ABC ABD ABE ACD ACE ADE BCD BCE BDE CDE*.

Obsérvese que la misma letra no aparece dos veces en la misma muestra y que ninguna muestra se repite. Por otra parte, el orden de cada unidad en una muestra dada es indiferente: *ABC*, *ACB*, *BAC*, *BCA* y *CBA* se consideran muestras idénticas. Así, pues, en este ejemplo, cualquiera de dichas 10 combinaciones tiene la misma probabilidad. En la práctica, esto se logra de manera sencilla, numerando las N unidades de 1 a N, y eligiendo de entre ellas n por algún método confiable al azar (lo más común es recurriendo a una tabla de números al azar). Debe recalcarse que no pueden repetirse las unidades muestrales en una misma muestra; así, por ejemplo, si se ha usado una tabla de números al azar y un número sale más de una vez, entonces la segunda, tercera, etc., vez que aparezca, se ignora. Por esta razón a veces este tipo de muestreo al azar se denomina sin reemplazo.

b) **Muestreo al azar estratificado.** Supóngase ahora que se desea estimar la densidad de población de una especie cuyos individuos tienen preferencias muy marcadas por un hábitat especial; ese sería el caso, por ejemplo, de las moscas coprófagas, de los coleópteros sarcófagos, o el de cualquier animal que se encuadre en un rango sumamente estrecho de algún factor físico del ambiente. En cualquiera de estos casos, sería totalmente ineficiente, e incluso incorrecto, llevar a cabo un muestreo al azar estricto. En efecto, si eligiéramos un marco de 1 × 1

metro como se hizo referencia antes y dicho marco se ubica de manera aleatoria, la estimación de densidad representaría a lo sumo una densidad bruta, pero nunca ecológica, que es la que interesa. Por ello, para evitar estos problemas que incluso pueden llevar a errores sistemáticos, es necesario a veces subdividir el hábitat, o lo que es lo mismo subdividir la población. La división de la población en L subpoblaciones o *estratos*, de manera que la muestra esté constituida por elementos de cada uno de ellos, es el procedimiento que se denomina muestreo estratificado. Si, además, la selección de unidades de muestreo en cada estrato se hace por muestreo aleatorio simple, entonces el procedimiento se denomina *muestreo estratificado al azar*.

El beneficio de proceder mediante un muestreo estratificado aleatorio es conseguir más precisión en las estimaciones, al agrupar elementos con características comunes. Para lograr esto la subdivisión de la población en estratos se debe realizar de manera tal que cada estrato sea muy homogéneo comparado con la población total; de esta manera, al dividir la población en varias subpoblaciones homogéneas y no superpuestas que abarquen la población total, se aumenta la eficiencia del muestreo, ya que una pequeña muestra de cada uno de los estratos será suficiente para obtener una estimación precisa de la media de cada estrato. Exagerando, se pudiera concebir que cada estrato estuviese constituido por elementos idénticos, con lo cual bastaría tomar un solo elemento de cada estrato, y así la representatividad en la muestra total sería perfecta.

c) Muestreo sistemático. En estos muestreos las muestras se *ordenan* de acuerdo con algún criterio, tanto en el orden espacial como en el temporal. Supóngase que las N unidades pueden numerarse de 1 a N en algún orden. Para seleccionar una muestra de n unidades se toma al azar *una* unidad de entre las primeras k unidades, y luego en lo sucesivo se las toma cada k unidades. Por ejemplo, si se elige $k = 15$, y el primer número al azar entre 1 y 15 es 13, entonces las $n = 5$ unidades serán las 13, 28, 43, 58 y 73; en este tipo de muestreo la selección de la primera unidad muestral determina toda la muestra.

Este metodo es similar a un muestreo al azar estratificado con una unidad por estrato, excepto que esta unidad no se selecciona al azar. En efecto, el muestreo sistemático equivale a dividir las N unidades en una serie de subgrupos, cada uno constituido por k unidades.

MÉTODOS QUE IMPLICAN RECUENTOS DIRECTOS DE ANIMALES

La manera más directa de determinar el número de animales de una población es la de contarlos todos. Como se ha visto, tal recuento completo se denomina censo y los censos se utilizan más frecuentemente de lo que parece a primera vista. Véase a continuación alguna de las prácticas más comunes para llevar a cabo el censo de animales.

1. Método del Mapeo Territorial

Es éste un método comúnmente utilizado en el censado espacial, utilizado con frecuencia en el estudio y manejo de fauna silvestre. En

particular ha sido práctico en el estudio de poblaciones de gallináceas, cuyas nidadas se localizan en territorios muy bien definidos. El método requiere que el área de interés se someta a un relevamiento repetido hasta que las distintas nidadas se identifiquen y cuenten.

2. Recuento por Ahuyentamiento

Este método, utilizado a menudo en el recuento de poblaciones de grandes mamíferos, en particular venados, es otra de las formas de censos espaciales. La técnica es muy variable y las características de su implementación están dictadas por las condiciones del área y el tipo de situaciones. En general, se debe contar con dos equipos de trabajo, uno encargado de ahuyentar o "empujar" la población, y el otro, que debe estar estacionado alrededor del área para controlar y contar el número de animales que entran o salen. Las áreas deben seleccionarse de manera que todo su contorno pueda ser controlado.

3. Censos Aéreos

Es bastante frecuente en las investigaciones u operaciones de manejo de fauna silvestre el levantamiento de censos de población mediante observaciones aéreas; esto se puede aplicar tanto a grandes mamíferos, como a aves. Cuando la visión no está impedida y la concentración de animales es sumamente grande, el recuento puede dar un valor censal completo, en el sentido estricto de la palabra.

4. Censo por Captura Total o Exterminación

La aplicación de este método cuando se censan animales salvajes es costosa, tanto en recursos como en tiempo. Se ha utilizado, sin embargo, en varias circunstancias, en que por razones de fuerza mayor (por ejemplo, epidemias) ha sido necesaria la exterminación de una población. En Europa, la exterminación total de manadas de ciervos en cotos de caza era frecuente; se eliminaban los grupos viejos de poblaciones con la finalidad de introducir poblaciones renovadas. Leal (1975), con el fin de llevar a cabo la evaluación de la eficiencia de diversos métodos de muestreo para el estudio de las poblaciones de chipos en Venezuela (*Rhodnius prolixus*: Hemiptera), llevó a cabo la operación de "disección" de varias casas, consistente en la destrucción progresiva y cuidadosamente desmenuzada de cada casa, con la finalidad de capturar totalmente cada uno de los individuos que constituían la población.

5. Censos Muestrales

Como se dijo ya, por censo muestral se entiende el recuento de animales mediante censo, cuando éste se levanta en sólo una parte (muestra) de la dimensión espacial o temporal en que se define el censo, de manera que puede hacerse una estimación estadística del recuento censal completo a partir de la muestra.

6. Censos Seudomuestrales

Se ha elaborado un número variado de técnicas para llevar a cabo censos muestrales en porciones no bien definidas del área a censar.

Esta falta de precisión en determinar el área de muestreo hace que no se puedan evaluar como es debido las propiedades estadísticas de los estimados; sin embargo, se han utilizado bastante en la evaluación de poblaciones de fauna silvestre, en particular de aves. Uno de los métodos más comunes es el llamado método de King, de muy simple aplicación, basado fundamentalmente en caminar a lo largo de una "línea de censo" y medir la distancia a que cada animal (o grupo de animales) observado se encuentra de dicha línea.

MÉTODOS QUE IMPLICAN SIGNOS ANIMALES Y OBJETOS RELACIONADOS CON ELLOS

Es muy frecuente que en la estimación de la población de un cierto animal se utilice algún signo o indicio de su presencia. La variedad de métodos es enorme, ya que se han utilizado, entre muchos otros, las llamadas de palomas, faisanes, codornices y otras aves de caza; recuento de las huellas de venados y de los nidos de ardillas; de heces de venados, conejos y otros mamíferos; heces de aves; recuento de las excavaciones, construcciones y otras formas de alteraciones del hábitat, y en general cualquier otra prueba física o auditiva de la presencia de los animales. La forma en que estos métodos se utilizan es también muy variable. En el extremo más sencillo de todos, los signos (o falta de ellos) de los animales se utilizan simplemente como prueba de su presencia o ausencia en un área dada. En el otro extremo, se han hecho ensayos de cuantificar el indicador para obtener una estimación del número de individuos de una población. Sin embargo, lo más frecuente es recurrir a estos métodos con una finalidad intermedia: como indicadores de una tendencia o como un índice de abundancia relativa.

MÉTODOS QUE IMPLICAN EL MARCADO DE ANIMALES

Los métodos basados en el marcado y recaptura de animales son probablemente los más importantes de los métodos seudomuestrales. Numerosas son las variantes de la técnica básica de marcado y recaptura y la abundancia de la literatura al respecto se ve complicada por el hecho de que a menudo se han utilizado estos métodos para estimar simultáneamente el tamaño de la población y otros datos poblacionales (mortalidad, dispersión, etc.). Se analizará aquí el más sencillo de estos métodos con un poco más de detalle.

Método de Marca y Recaptura Únicas

La técnica de marca y captura únicas se conoce como el índice de Lincoln. El procedimiento que se sigue fue descrito por Cox (1967): se obtiene una muestra inicial de la población (llamada M) y se marcan todos los animales para su futura identificación; luego estos M individuos son devueltos al seno de la población original. Después de un tiempo suficiente para que se mezclen los individuos marcados con los no marcados de una manera homogénea, se obtiene una segunda muestra de T individuos. Entre estos habrá un número P de ellos marcados. De aceptarse ciertos supuestos que se expondrán más adelante, es de esperar que se cumpla la siguiente proporción:

$$\frac{P}{T} = \frac{M}{N}$$

donde P representa el número de individuos marcados, T el de capturados, M la captura inicial y N la población total.

De dicha proporción se deduce:

$$N = MT/P.$$

Debe cumplirse una serie de supuestos para que la estimación de la población por el método de Lincoln sea válida:

a) la población es "cerrada", o sea que N sea constante; es decir, no hay inmigración ni emigración de individuos;

b) todos los animales tienen la misma probabilidad de ser capturados en la primera muestra;

c) la marca no influye en la captura del animal. Es decir, los animales marcados no son afectados ni por la operación de marcado ni por la marca misma;

d) la segunda muestra es una muestra aleatoria simple, es decir, cada una de las $\binom{N}{n}$ muestras posibles tiene igual probabilidad de ser escogida.

e) no puede haber pérdida de marcas en los animales durante el primer muestreo y el segundo.

A estos supuestos, enunciados por Seber (1973) habría que agregar que, (f) la población debe ser considerada estática, que no hay nacimientos ni muertes entre los dos muestreos realizados. Se debe también completar el supuesto (b) añadiendo que la probabilidad de recapturar un individuo cualquiera es la misma que si no hubiera sido capturado antes.

Los límites de confianza entre los cuales es probable que se halle el verdadero valor se determinan para p (fracción decimal de animales marcados en la muestra recapturada) por las expresiones:

$$95\% \text{ de confiabilidad} = p \pm 1,96 \times pq/T$$

$$99\% \text{ de confiabilidad} = p \pm 2,58 \times pq/T$$

donde q es la fracción decimal de animales no marcados aparecidos en la segunda muestra y T el número total en la segunda muestra.

Los valores de p así obtenidos, se pueden sustituir en la relación de Lincoln y obtener así los límites de confianza del valor del tamaño de la población total.

3

ANÁLISIS DE LAS POBLACIONES EN EL ESPACIO

El estudio de las causas y formas de distribución de poblaciones animales en el espacio es propio de dos ramas muy afines de la biología: la ecología animal y la zoogeografía; éstas, aunque se complementan, tienen un alcance muy distinto una de la otra. Aquí nos limitaremos a estudiar el tema en escala ecológica (desde unos pocos centímetros hasta varios kilómetros).

Allee y colaboradores (1949) sostienen que las distribuciones contagiosas son la regla en la naturaleza. Si bien esto parece ser ecológicamente correcto, surge la pregunta obvia: ¿por qué? Al tratar de contestarla, se verá que la respuesta no es simple porque son muchos los factores a que se puede atribuir el contagio de la distribución de los animales en el espacio. Una vez conocidas las principales causas de una dada disposición de individuos de una población animal en el espacio, se está en condiciones de describir cuantitativamente un arreglo espacial; para ello se expondrá, a modo de introducción, los principales modelos matemáticos utilizados en su estudio y sus hipótesis ecológicas, así como la evaluación de la bondad de la descripción.

TIPOS CARACTERÍSTICOS DE ARREGLOS ESPACIALES: AL AZAR, UNIFORME Y CONTAGIOSO

1. Disposición al Azar

El arreglo más simple de individuos en el espacio, es decir, el que implica el menor número de supuestos y no necesita suponer mecanismos especiales de ningún tipo o proceso es el de la *disposición al azar*. En efecto, las hipótesis ecológicas requeridas para aceptar que los individuos se hallan distribuidos al azar son dos:

a) todos los puntos en el espacio tienen la misma probabilidad de ser ocupados por un organismo, y

b) la presencia de un individuo en un cierto punto en el espacio no afecta la ubicación de otro individuo.

Un simple análisis de estas dos hipótesis indica que imponen condiciones pocas veces satisfechas en situaciones naturales; en efecto, la hipótesis a) implica no sólo que nos debemos reducir al caso de un espacio habitable continuo, sino que, además, todos los puntos de ese espacio continuo deben poseer *exactamente las mismas condiciones de habitabilidad*, o sea que a lo largo de todo ese espacio *todos* los factores físicos, químicos y biológicos que de alguna manera afectan la sobrevivencia y comportamiento de un individuo deben mantenerse constantes.

La segunda hipótesis implica que los diversos individuos de la población son *totalmente indiferentes* a la presencia de otros individuos. En otras palabras, los fenómenos de *interacción* quedan eliminados, tanto los de interacción positiva (agregación social) como los de interacción negativa (competencia, interferencia).

En la figura 6a se esquematiza un caso típico de arreglo espacial al azar. Dicho caso se diseñó de tal manera que cumpliera las dos hipótesis características de disposición al azar, lo cual se logra simplemente buscando en una tabla de números al azar las dos coordenadas que determinan la posición de cada punto en el plano. Debe prestarse atención al aspecto de un arreglo característicamente al azar, ya que muchas veces éste da la impresión de un arreglo ligeramente contagioso, el cual se describe más adelante.

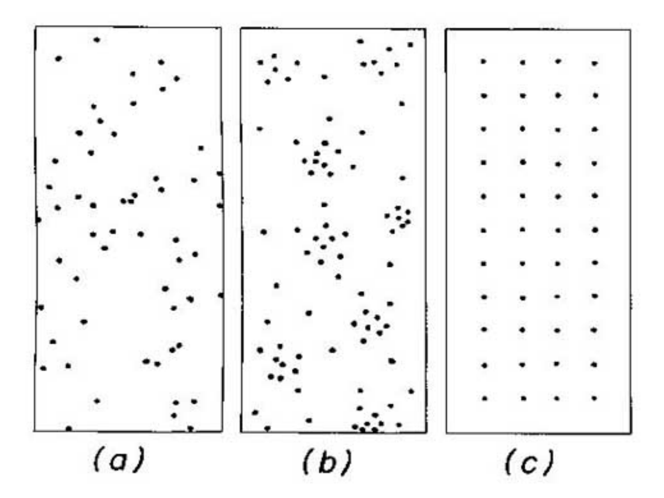


Fig. 6. Ejemplos gráficos de la disposición espacial de los individuos de una población al azar (a), de una población contagiosa (b) y de una población regular (c).

Habiendo destacado lo ecológicamente exigente de las dos hipótesis relativas a la disposición al azar de organismos en el espacio, no sorprenderá que dicha disposición rara vez se encuentre en la naturaleza y que las pocas veces en que parece encontrarse, muy bien podría deberse a un efecto espúreo del muestreo.

2. Disposición Regular o Uniforme

Supóngase que se cumple la primera hipótesis de un arreglo al azar, pero no la segunda; es decir, supóngase que aun cuando el substrato o

medio físico sea perfectamente constante a lo largo del espacio del arreglo, los individuos muestran entre sí una *interacción negativa*. En una situación tal se presenta la *disposición regular o uniforme* (Fig. 6c). En general dicha interacción negativa toma la forma de *competencia* entre los individuos de la población por un cierto recurso, que a veces es el espacio propiamente dicho y en otras ocasiones alimento, el cual está directamente representado por el espacio.

Como se deduce de lo que se acaba de exponer, la disposición regular es una expresión de la competencia, y como se supone que esta última es una expresión de un proceso sumamente difundido en condiciones naturales, debiéramos esperar que las disposiciones uniformes fuesen muy comunes en la naturaleza. Sin embargo, ello no es así; se conocen casos, tanto en plantas como en animales, que muestran una típica disposición regular, pero dichos casos son muy poco frecuentes.

Las causas de la baja frecuencia de estas situaciones en la naturaleza son posiblemente tres:

a) que, al igual que los arreglos al azar, los arreglos regulares sean más frecuentes de lo que se cree, si bien los métodos imperfectos de muestreo no los han puesto en evidencia;

b) que, en general, los individuos se han considerado como puntos adimensionales en el espacio a pesar que el tamaño real de los individuos tiene un papel importante en la evaluación de la disposición espacial; y

c) que al mismo tiempo que se viola la segunda hipótesis de los arreglos al azar, también se violaría la primera, por lo cual, aun cuando haya un fuerte proceso de competencia, la disposición espacial rara vez se evidencia en forma regular.

La primera causa es de índole metodológica y pone de manifiesto la importancia que tiene el tipo de muestreo en relación con la disposición ecológica de los animales. El análisis de las causas a) y b) se hará a continuación, dado que la disposición contagiosa es la que resulta al violar una o ambas de estas hipótesis de la disposición aleatoria.

3. Disposición Contagiosa o Agrupada

Si no se cumpliese la primera hipótesis necesaria para que ocurra un arreglo al azar habría que enfrentarse con el caso extremo de un espacio habitable discontinuo. En efecto, si no todos los puntos en el espacio tienen la misma probabilidad de ser ocupados por un individuo, entonces se está ante un substrato o medio heterogéneo; es decir, donde las condiciones y factores que afectan la sobrevivencia y el comportamiento de los individuos no se mantienen constantes. El caso extremo es el espacio habitable discontinuo del cual ya se dieron ejemplos. Pero si los cambios son menores, si los factores varían de manera irregular, si bien dentro de límites compatibles con la sobrevivencia, se tendrán zonas donde las condiciones se acercarán al óptimo y la

concentración de individuos es mayor, zonas de condiciones intermedias donde el número de individuos también será intermedio, y por fin zonas de condiciones cercanas al mínimo de compatibilidad con la sobrevivencia, donde el número de individuos es casi nulo o cero. Así se encontrará un *arreglo de tipo apiñado, agregado o contagioso* (Fig. 6b).

También se presentará un arreglo similar si, aun subsistiendo la hipótesis de la perfecta homogeneidad del medio falla la segunda hipótesis y se produce una *interacción positiva*. Estas interacciones pueden ser de diversa índole y entre las principales se pueden distinguir las siguientes:

a) grupos de animales que se reúnen al hibernar o estivar.

b) agrupaciones durante la noche.

c) agrupaciones durante la alimentación.

d) agrupaciones con fines reproductivos.

e) grupos de parentesco parcial o completo.

f) agrupaciones sociales.

Desde luego se pueden obtener arreglos contagiosos no sólo por incumplimiento de cada una de las dos hipótesis de la disposición al azar, sino por la violación de ambas a la vez.

PRUEBAS PARA EVALUAR LA SIGNIFICACIÓN ESTADÍSTICA DE LA DESVIACIÓN DE UN ARREGLO DE LAS CONDICIONES DE ALEATORIEDAD

De muchas maneras se puede estimar si la disposición espacial de una población animal no se rige por las condiciones de aleatoriedad; algunas se basan en la simple prueba de la significación del desvío de dichas condiciones, mientras que otras, más complejas, permiten evaluar el grado de desviación que un arreglo espacial muestra con respecto a un arreglo al azar. Aquí se verán algunas de las pruebas más utilizadas del primer tipo.

1. Modelo de Poisson

La distribución de Poisson es el modelo matemático que, por sus propiedades, satisface mejor las condiciones ecológicas de un arreglo al azar, y por ello el grado de ajuste entre la tabla de frecuencia de cierto arreglo espacial y la tabla de frecuencia basada en una distribución de Poisson es una de las pruebas mejores para decidir si cierto arreglo posee o no las características de un arreglo al azar.

2. Prueba de la Razón Varianza/Media

Esta prueba se funda en una de las propiedades más importantes de la distribución de Poisson: que la media es igual a la varianza. Una

razón menor que 1 se considera que corresponde a un arreglo uniforme (varianza menor que la media); una razón igual a 1 (media igual a la varianza) se admite que corresponde a una disposición al azar según el modelo de Poisson, y una razón mayor que 1 (varianza mayor que la media) se supone que corresponde a un arreglo contagioso. Para visualizar esta razón vuélvase a la figura 6: para una cantidad fija de puntos (es decir, para una media constante), cuanto más apiñados se encuentren dichos puntos en unos pocos grupos, mayor será la cantidad de muestras con cero puntos (vacías) y la cantidad de muestras con un gran número de puntos; en otras palabras, mayor será la varianza y, por ende, la relación varianza/media.

3. Prueba del ϕ de Moore

Debido a que en muchas ocasiones, en particular cuando los arreglos tienden a una disposición contagiosa, es necesario el recuento de muestras con un elevado número de individuos (lo cual, además de ser muy laborioso, se presta a mayores errores). Moore (1953) propuso un índice basado sólo en las frecuencias de las tres primeras clases (0, 1 y 2 individuos por muestra); el índice está definido por la igualdad:

$$\phi = \frac{2n_0 n_2}{n_1^2}$$

donde n_0, n_1 y n_2 son las frecuencias de las muestras con 0, 1 y 2 individuos. En el caso de una distribución de Poisson, se tendrá $\phi = 1$, y un valor mayor que la unidad podrá corresponder a un arreglo tanto regular como contagioso. La evaluación estadística de la desviación de las características de la distribución de Poisson consta en una tabla, elaborada por el propio Moore, donde se encuentra el valor de ϕ, más dos errores estándar (o sea, para una probabilidad de aproximadamente el 5%) para varios valores de n y de la media m. La entrada de la tabla puede hacerse bien por la media o por $R = \frac{n_1 + n_2 + n_3}{n} \times 100$, es decir, el porcentaje de muestras que caen en las tres primeras clases, ya que para cada valor de m sólo hay un único valor de R. Si el valor calculado de ϕ es mayor que el de la tabla, se acepta que el arreglo se desvía significativamente de un arreglo al azar.

Si bien esta prueba no indica en qué sentido se produce la desviación, tiene la ventaja de ser muy rápida y expeditiva.

4. Evaluación por Medidas a Distancia

Los muestreos por unidades de muestra, en general cuadradas o rectangulares, son sólo un tipo de muestreo posible en un espacio de habitabilidad continua.

Hay métodos de medidas a distancia (muestreos "plotless" en inglés) que, aunque aplicados esencialmente por botánicos, se prestan también al muestreo de animales. Estos métodos se basan en medir la *distancia entre individuos*. Dicha distancia puede tomarse: (a) desde un punto al azar hasta el individuo más cercano, o (b) desde un individuo elegido al azar hasta el vecino más cercano. En ambos

casos el resultado obtenido es una *distribución de frecuencias de una variable continua: la distancia.*

Siguiendo a Pielou (1969), se describirán tres pruebas de evaluación de las características de los arreglos espaciales por métodos de distancia.

a) Prueba de Hopkins y Skellam. Esta prueba se basa en que sólo si un arreglo es al azar, la distribución de la distancia desde un punto al azar hasta el individuo más cercano es idéntica a la distribución de distancias de un individuo al azar hasta su vecino más cercano.

Si por W_1 representamos el cuadrado de la distancia desde un punto al azar hasta el individuo más cercano, y por W_2 el cuadrado de la distancia desde un individuo al azar hasta su vecino más cercano, entonces si

$$A = \Sigma W_1 / \Sigma W_2$$

se tiene que $A = 1$ para arreglos al azar; $A < 1$ para arreglos regulares, y $A > 1$ para arreglos contagiosos.

b) Prueba de Clark y Evans. Esta prueba se basa en las medidas de la distancia desde un individuo al azar hasta su vecino más cercano, y presupone un conocimiento de la densidad de la población.

Si se llama λ al número de individuos por unidad de área, puede demostrarse (Pielou, 1969) que el valor esperado de r (= la distancia desde un individuo al azar a su vecino más cercano) viene dado por:

$$E(r) = 0,5\sqrt{\rho},$$

y su varianza

$$\mathrm{Var}(r) = (4 - \pi)/4\pi\rho$$

ya que $\rho = \frac{\lambda}{\pi}$, donde λ es el número de individuos comprendidos en un círculo de radio igual a la unidad.

Conocido $E(r)$, el índice que permite evaluar las características de un arreglo es:

$$R = \frac{\bar{r}}{R(r)} = 2\bar{r}\sqrt{\rho}$$

es decir, la razón de la distancia media observada a la esperada. En un arreglo al azar $E(r) = 1$, y si es contagioso, $E(R) < 1$.

c) Prueba de Pielou y Mountford. Esta prueba se basa en muestreos de n distancias r entre puntos al azar y los individuos más cercanos; si la densidad de la población es ρ y se define la variable $W = r^2$, puede demostrarse que el índice

$$\alpha = \overline{W}\pi p$$

tiene la propiedad $E(\alpha) = 1$ en casos de disposiciones al azar.

SOBRE LA SELECCIÓN DE UN BUEN INDICADOR DE DISPOSICIÓN ESPACIAL

Green (1966) hizo una revisión del uso de distintos índices en el análisis de la disposición espacial de poblaciones animales, y al mismo tiempo especificó cuáles son los *atributos deseables* de un "buen" índice para caracterizar la disposición espacial de individuos; esos atributos son:

1) debe proveer valores reales y continuos de los grados o categorías posibles del arreglo (desde regular hasta altamente contagioso);

2) debe ser poco influenciado por (idealmente independiente de): (a) el número de unidades del muestreo, (b) el tamaño de las unidades de muestreo, y (c) el número total de individuos (densidad);

3) debe ser fácil de calcular en casos de datos muy numerosos; en lo posible, que sea una función de s^2 o k. Con estos "desiderata" en mente analiza varios índices y finalmente propone el siguiente:

$$C_x = \frac{\frac{s^2}{m} - 1}{\Sigma x - 1},$$

que es una variante del índice de David y Moore, que a su vez es la razón de varianza/media menos uno $(V/m - 1)$.

Las conclusiones más importantes que se desprenden del trabajo de Green son:

1) no hay un índice perfecto que detecte las características del arreglo en todos los casos.

2) sólo es posible seleccionar el índice más apropiado cuando se tiene cierto conocimiento general de la disposición de los individuos, y una idea de la variabilidad entre las áreas a comparar respecto del número de muestras, tamaño de éstas y la densidad promedio.

3) si el contagio es positivo, el índice C_x se "comporta" muy bien, ya que toma valores entre 0 y 1, y es independiente de las variaciones de Nm, o de N y m separadamente.

DESCRIPCIÓN DE LAS DISPOSICIONES ESPACIALES DE LOS ANIMALES

Se han discutido los posibles tipos de arreglos espaciales y algunas de las causas ecológicas que pueden producirlos y se hizo mención de una serie de coeficientes que permiten evaluar si un arreglo tiene o no una disposición al azar. Pero ninguno de estos coeficientes permite *describir el tipo de disposición*. Hay algunos modelos matemáticos que,

por estar basados en hipótesis compatibles con procesos biológicos y/o ecológicos, ofrecen una adecuada descripción de los arreglos espaciales de individuos.

Sin embargo, son necesarias unas palabras de precaución sobre la utilidad, uso e interpretación de dichos modelos. Con una excepción (el modelo de Poisson), los modelos utilizados para describir arreglos espaciales pueden resultar de distribuciones que se basan *por lo menos en dos supuestos*; por ello no se puede llegar a una decisión de aceptabilidad de una cierta distribución sin tener por lo menos uno de los dos (o dos de los tres, etc.) supuestos del modelo confirmados por los datos de campo; es decir, debe haberse constatado *independientemente* la existencia real de todos menos uno de los supuestos si se pretende que un cierto modelo, al ser aceptado por su bondad de ajuste, *explique* un arreglo espacial. Debido a esta exigencia se ha titulado esta sección *descripción* de la disposición espacial, lo cual no implica explicación.

1. Disposiciones al Azar y el Modelo de Poisson

Ya se ha mencionado que la distribución de Poisson es el modelo matemático que mejor describe la disposición al azar. Veamos ahora en qué consiste dicho modelo y cómo sus hipótesis son perfectamente compatibles con las hipótesis ecológicas de los arreglos al azar.

La deducción del modelo de Poisson puede verse con sus detalles en McArthur y Connell (1966), pero, básicamente, sigue las siguientes líneas. Supóngase que una cierta área H está subdividida en una serie de subáreas h (cuadros del muestreo, por ejemplo). Supóngase que hay un total de M individuos en el área H, de manera que la densidad de individuos sea $m = M/\Sigma h$ individuos por cuadro. La probabilidad de que un área sumamente pequeña (infinitesimal) dh contenga un individuo es mdh. Si la disposición de los puntos es al azar, cabría esperar una *proporción* e^{-m} de muestras vacías. La característica de *azar* proviene de decir que la probabilidad de que un área infinitesimal dh contenga un punto es mdh, lo cual implica reconocer que dicha probabilidad *es la misma para cualquier pequeña área* dh y que, por lo tanto, es independiente de si otra pequeña área dh adyacente tiene o no un punto.

Se puede demostrar matemáticamente que, con este supuesto, el número esperado de individuos en cada cuadro está dado por:

N° de Individuos	0	1	2	3	4
Proporción de cuadros con dicho número de individuos	e^{-m}	me^{-m}	$\frac{m^2}{2}e^{-m}$	$\frac{m^3}{6}e^{-m}$	$\frac{m^4}{24}e^{-m}$

La expresión general de dicha serie está dada por:

$$P(x) = \frac{m^x}{x!}e^{-m}$$

que es la conocida distribución de Poisson.

2. Disposiciones Contagiosas

Ya se analizaron las razones de tipo ecológico que hacen que una población esté dispuesta en forma apiñada o contagiosa. Se verá ahora cómo ciertas suposiciones matemáticas compatibles con tales razones producen distribuciones que parecen describir razonablemente bien los diferentes arreglos espaciales de individuos. Dichos modelos pueden diseñarse a partir de distribuciones generalizadas o a partir de distribuciones compuestas (Pielou, 1969).

a) Distribuciones generalizadas. Las distribuciones generalizadas resultan de suponer:

i) que los entes que están sujetos a una cierta disposición espacial no son los organismos individuales, sino los grupos o núcleos de concentración,

ii) que el número de individuos por grupo es una variable estocástica con una cierta distribución de probabilidades.

Dos ejemplos ayudarán a comprender mejor el carácter de una distribución generalizada.

La distribución binominal negativa como una distribución generalizada. Supongamos que: (a) los agregados o grupos se encuentran distribuidos al azar, y (b) el número de individuos por agregado sigue una distribución logarítmica con parámetro α. Se demuestra matemáticamente que la probabilidad de encontrar una muestra con x individuos está dada por:

$$P(x) = \frac{P(x-1)R(k+x-1)}{x},$$

donde

$$R = \frac{m}{k+m} \text{ y } P(0) = \left(1+\frac{m}{k}\right)^{-k}.$$

La varianza está dada por:

$$\sigma^2 = m + \frac{m^2}{k}.$$

Obsérvese que, a diferencia del modelo de Poisson, donde la varianza es igual a la media, aquí la varianza es siempre mayor que la media en una medida que depende de k; por eso k es un índice que refleja el grado de contagio o apiñamiento de la distribución: cuanto menor sea k, más contagiosa será la distribución y viceversa. En efecto, obsérvese que:

$$\text{si } k \to \infty, \ \sigma^2 = m + \frac{m^2}{k} \to m$$

como debería ocurrir en la distribución de Poisson.

La distribución de Neyman tipo A como una distribución generalizada. Supóngase, al igual que en el caso anterior, que los agregados

están dispuestos al azar, con una media m_1; pero ahora supóngase además que el número de individuos por agregado es también una variable aleatoria, con una distribución de Poisson con media m_2. Dadas estas condiciones hay un método matemático que permite hallar la función generatriz de probabilidades, lo cual produce una distribución conocida como Neyman tipo A, con dos parámetros. Al igual que antes, esto permite conocer la media y la varianza de dicha distribución, que tendrán los valores

$$\text{media: } m = m_1 m_2$$

$$\text{varianza: } \sigma^2 = m_1 m_2 (1 + m_2),$$

por consiguiente: $\sigma^2 = m(1 + m_2)$.

Al igual que en el caso de la distribución binomial negativa vemos que la varianza excede siempre el valor de la media.

La función generatriz de probabilidades permite conocer la probabilidad de tener exactamente x individuos en una muestra, la cual está dada por:

$$P(x) = e^{m_1} \frac{m_2^x}{x!} \sum_{j=0}^{\infty} \frac{(m_1 e^{-m_2})^j (j)^x}{j!} .$$

Las distribuciones generalizadas también suelen llamarse por nombres dobles. Así, por ejemplo, la binomial negativa se conoce como distribución *Poisson-Logarítmica* y la Neyman tipo A como *Poisson-Poisson*; la razón es obvia: el primer nombre denota la distribución del número de *agregados por muestra*, y el segundo, la distribución del *número de individuos por agregado*.

b) **Distribuciones compuestas.** En las distribuciones generalizadas sólo se han variado los supuestos acerca de las leyes de probabilidades que determinan el número de individuos por agregado, asegurándose siempre que la ley que determina la distribución de los agregados es del tipo de Poisson. Esto pues implica que se está suponiendo un hábitat homogéneo y que los factores de agregación son de tipo etológico.

Por el contrario, en las distribuciones compuestas se parte de otros supuestos que, aunque basados en la independencia entre individuos, admiten una heterogeneidad del hábitat. En efecto las suposiciones son:

i) los individuos de la población son independientes entre sí y, por lo tanto, están distribuidos al azar con una media m;

ii) el hábitat es heterogéneo, de manera que habrá muestras que corresponden a lugares más favorables y otras a lugares menos favorables; por consiguiente la media m variará de una muestra a otra; en otras palabras, *m es a su vez una variable aleatoria.*

En conclusión, se tendrán diferentes tipos de distribuciones compuestas según la ley de probabilidades que se supone rige la variación de m en el espacio.

Es común atribuir a m una variación según la ley de Pearson tipo III (Pielou, 1969), pues al parecer, cualquiera que sea la verdadera distribución de m, ésta puede ser aproximada por una curva Pearson tipo III (que no puede tomar valores negativos y es unimodal o en forma de J). Con este supuesto puede demostrarse (Pielou, 1969) que la probabilidad de encontrar exactamente x individuos está dada por una distribución que coincide con la distribución binomial negativa, derivada como una distribución generalizada.

Quizá ahora se hayan clarificado las palabras de precaución expresadas en la introducción a este capítulo: aun cuando, por ejemplo, la distribución binomial negativa sea la única que por alguna prueba estadística se considere compatible con un cierto arreglo espacial, *a menos que de manera independiente, a partir de los datos de campo, se demuestre una de las dos* suposiciones de la binomial negativa, ya sea como distribución generalizada o como distribución compuesta, no se puede inferir que la distribución binomial negativa represente un mecanismo explicativo del proceso por el cual los animales se "distribuyen" en el espacio.

Dada la amplia difusión que esta distribución tiene en ecología, se analizará la distribución binomial negativa con cierto detalle en cuanto a la estimación e interpretación de su parámetro k.

En general los valores típicos de k son del orden de 2; valores muy grandes hacen tender esta distribución a una de Poisson; valores fraccionarios o muy pequeños de k indican que la distribución tiende a ser logarítmica. O sea, para valores cercanos a 2, *cuanto mayor sea el valor de k menos contagioso es el arreglo,* y viceversa, *cuanto menor es el valor de k más contagiosamente están dispuestos los individuos.*

Así pues, este parámetro, además de tener que estimarse para calcular los valores esperados de la distribución (para su posterior evaluación mediante algún criterio de bondad de ajuste), tiene un interesante valor ecológico en sí mismo. Veamos, pues, cómo estimar el valor de k. Hay varios métodos unos más eficientes que otros y también algunos más laboriosos que otros; a continuación se describirá el más común y fácil de calcular.

Como se ha visto al obtener la distribución binomial negativa como una distribución generalizada, la varianza quedaba definida por:

$$\sigma^2 = m + \frac{m^2}{k}\cdot$$

Si se representan por s^2 y $\bar{x}$ la varianza y la media del muestreo respectivamente, como una estimación de la verdadera varianza (σ^2) y de la verdadera media (m), entonces la estimación de k viene dada por (Anscombe, 1949, 1950):

$$k = \frac{\bar{x}^2}{s^2 - \bar{x}}.$$

Con medias muy bajas este método no es confiable, a menos que haya un apreciable grado de agrupamiento (es decir, valores de k menores de aproximadamente 3).

3. Metodología para la Evaluación del Ajuste entre Modelos de Disposición Espacial y Datos de Campo

Cuando se sospecha que la población de campo tiene una disposición similar a la de una distribución dada y que las circunstancias que la pueden haber producido son compatibles con las suposiciones de esa distribución, resulta necesario ensayar si hay un ajuste satisfactorio entre las frecuencias observadas y las que predice el modelo. Antes de analizar dichos ajustes deben calcularse las frecuencias esperadas por el modelo, lo cual, a menos que se disponga de fórmulas operacionales, en muchos casos es muy engorroso y hasta imposible de lograr. Por ello veamos las expresiones operacionales de los modelos presentados.

a) Cálculo de las frecuencias esperadas

i) *Para el Modelo de Poisson.* Como se ha visto, esta distribución sólo depende de un parámetro, ya que $m = \sigma^2$; utilizando $\bar{x}$ como estimador de m, la siguiente fórmula recurrente permite calcular las probabilidades:

$$P(0) = e^{-\bar{x}}$$

$$P(x) = P(x-1)\frac{\bar{x}}{x}$$

y multiplicando los $P(x)$ por N(= número total de muestras) se obtiene $F(x)$, el número de muestras esperado con x individuos.

ii) *Para el Modelo Binomial Negativo.* Si se utiliza $\bar{x}$ como estimador de m y $\hat{k}$ como estimador de k, la fórmula recurrente que da las probabilidades de encontrar 0, 1, 2, ... individuos por muestra es:

$$P(x) = \frac{P(x-1)\,R\,(\hat{k} + x - 1)}{x},$$

donde

$$R = \frac{m}{\hat{k} + m} \text{ y } P(0) = \left(1 + \frac{m}{\hat{k}}\right)^{-\hat{k}}.$$

y multiplicando los $P(x)$ por N(= número total de muestras) se obtiene $F(x)$, el número de muestras esperado con x individuos.

iii) *Para el Modelo de Neyman Tipo A con dos parámetros.* Se ha demostrado la relación entre la media y la varianza de la distribución con los parámetros m_1 y m_2. Esta relación permitirá estimar m_1 y m_2 una vez calculados $\bar{x}$ y s^2, los estimadores de m y σ^2, respectivamente. En efecto:

$$m_1 = \frac{(\bar{x})^2}{s^2 - \bar{x}}$$

y

$$m_2 = \frac{s^2 - \bar{x}}{\bar{x}}.$$

Estimados los parámetros m_1 y m_2 la expresión recurrente que permite calcular las probabilidades que una muestra cualquiera tenga 0, 1, 2... individuos es:

$$P(x = 0) = e^{-m_1(1-e^{-m_2})}$$

$$P(x = n + 1) = \frac{m_1 m_2 e^{-m_2}}{n + 1} \sum_{k=0}^{n} \frac{m_2^k}{k!} P(x = n - k)$$

y multiplicando los $P(x)$ por N(= número total de muestras) se obtiene $F(x)$, el número de muestras esperado con x individuos.

b) Evaluación de la bondad de ajuste entre las frecuencias observadas y las calculadas

Una vez obtenida la tabla de las frecuencias esperadas por un cierto modelo, resulta necesario comparar estadísticamente esa tabla con la de las frecuencias observadas. Hay varios métodos, pero veamos primero el más común y luego otro más laborioso, aunque más eficiente.

i) *El Metodo del Chi-Cuadrado.* Es el más conocido y de uso más difundido. Su expresión es:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^{n} \frac{[F_i - \hat{F}_i]^2}{F_i},$$

donde F_i y $\hat{F}_i$ son las frecuencias observadas y calculadas, respectivamente, para cada una de las i clases del total de n que se comparan. Las desventajas de este método son: 1) deben agruparse aquellas clases con $\hat{F}_i \leq 5$, hasta que su suma alcance un valor ≥ 5; 2) el número de grados de libertad es $n - a$ (donde a es el número de parámetros estimados para ajustar el modelo, más 1), de manera que el número mínimo de clases que se pueden comparar es 3 para el modelo de Poisson y 4 para los otros modelos. Debido a que por la primera restricción, el agrupamiento produce una reducción en el número de clases, es frecuente que en algunos casos el número de grados de libertad no baste para evaluar estadísticamente el ajuste.

ii) *El Método G.* Este método obvia las dos dificultades arriba mencionadas de la prueba del Chi-cuadrado: no es necesario agrupar clases y se pueden comparar hasta un mínimo de dos clases. Su expresión está dada por:

$$G = 2 \sum_{i=1}^{n} F_i \ln\left(\frac{F_i}{\hat{F}_i}\right),$$

donde F_i, $\hat{F}_i$ y n tienen el mismo significado que antes. El único inconveniente de esta prueba es que hay que tomar tantos logaritmos como clases se tengan, lo cual hace el cálculo un poco más engorroso y más susceptible de error, a menos que el análisis se haga mediante computadoras.

El valor de G obtenido tiene una distribución χ^2 con n - 1 grados de libertad. En el caso particular de que se quieran comparar sólo dos clases debe aplicarse la corrección de Yates. Una manera simple de hacerlo es sumar y restar 0,5 a cada una de las dos frecuencias observadas (F_i) a fin de maximizar G, o sea

$$G = 2\left\{\left[F_1 \pm 0,5 \ln\left(\frac{F_1 \pm 0,5}{\hat{F}_1}\right)\right] + \left[F_2 \pm 0,5 \ln\left(\frac{F_2 \pm 0,5}{\hat{F}_2}\right)\right]\right\}$$

y se elige (+) para F_1 y (-) para F_2 o viceversa, según cual sea la combinación que produce el mayor valor de G.

IMPORTANCIA ECOLÓGICA Y EVOLUTIVA DE LA DISPOSICIÓN ESPACIAL DE LOS ANIMALES

La proximidad de un individuo a otros individuos de su misma especie puede a veces ser ventajosa, tanto desde un punto de vista selectivo como de un punto de vista ecológico, aunque también puede llegar a ser desventajosa. Cuando la proximidad de los individuos responde a factores de tipo físico del ambiente, es decir por agrupaciones de carácter no social (respuesta a preferencias), las consecuencias de la proximidad tienen más que nada un valor ecológico: son factores esenciales en términos de densidad ecológica y mecanismos de regulación de poblaciones. Cuando las relaciones de proximidad en términos de disposición espacial responden a un comportamiento individual determinado en respuesta a fenómenos de interacción a nivel poblacional, entonces es cuando los efectos tienen un carácter tanto evolutivo como ecológico. Ambos aspectos de la disposición espacial son de importancia y por ello ambos son objeto de igual estudio a fondo por los ecólogos y evolucionistas. Dado que la dimensión de la superficie varía con el cuadrado, mientras que la del volumen con el cubo de una dimensión lineal, es frecuente observar que animales mayores pierden una cantidad menor de calor corporal total por unidad de tiempo que los animales más pequeños. Por esta razón los animales más pequeños se suelen apiñar con más frecuencia que los más grandes con la finalidad de mantener el calor y, por lo tanto, de reducir sus necesidades metabólicas. Esto es frecuente en los lugares de clima frío, en donde se observan agrupaciones ocasionales de diversos tipos de animales, como aves, roedores y otros tipos de vertebrados. Desde luego estas aglomeraciones también suelen tener una función social. Los individuos de una gran variedad de especies animales cooperan en la construcción de refugios que atenúan las variaciones de la temperatura o la humedad, o les permitan sobrellevar los rigores del ambiente y, con tal finalidad, forman agrupaciones cooperativas. Los nidos de térmites, lo mismo que los hormigueros, actúan como reguladores ambientales y, al mismo tiempo, como centros de actividad social.

Además del efecto regulador del ambiente, la proximidad también refleja el carácter adaptativo que muestran ciertos animales para su defensa, reproducción y alimentación. Así, por ejemplo, algunas especies que suelen ser potencial presa de depredadores encuentran sumamente ventajosa la agrupación como manera de poner en relieve sus características desagradables o venenosas.

Es también bien conocido que el desorden tumultoso entre grupos de aves puede ser muy efectivo para ahuyentar a un depredador. Así pues habría una ventaja selectiva para que varios individuos de la misma especie de aves aniden cerca unos de otros; esto, desde luego tiene desventajas que neutralizan este efecto, dado que, por un lado, pueden poner a otros depredadores en la línea de ataque, así como también favorecer la infectación mútua con ácaros, parásitos en general y otras enfermedades.

El agrupamiento de individuos de una población, cuando llega a ser suficientemente denso, puede llegar a disminuir la frecuencia de contactos entre presa y depredador. Se ha sugerido, por ejemplo, que ésta es una de las causas del comportamiento de los peces en cardúmenes. Desde luego los depredadores desarrollan a su vez un comportamiento que les permite adaptarse a la disposición espacial de sus presas. Hay muchas maneras por las cuales el comportamiento del depredador puede resultar a su vez en una agregación diferencial en áreas con alta densidad de presas. Por ejemplo, puede haber una atracción a la distancia por parte de alguna substancia volátil emitida por la presa. Alternativamente, puede haber un mecanismo etológico por el cual una captura afortunada de una presa lleva a un aumento del tiempo que el depredador pasa en esa área. Esto último es muy común en muchos tipos de dípteros, tanto depredadores como parásitos. En general se puede decir que este tipo de mecanismo es un aspecto importante del comportamiento de muchos grupos de depredadores: se permanece en el área hasta que la ''tasa de retorno' llega a ser muy baja. Por otra parte, hay muchos casos en que cuando uno o pocos individuos depredadores localizan un área con una alta densidad de presas, en cierta manera "atraen" otros miembros del mismo grupo alimenticio del depredador; esto último ha sido bien demostrado en diversos tipos de aves.

No hay duda alguna también sobre la importancia que tiene dicha disposición espacial en relación con la reproducción de los animales. Exceptuando los animales hermafroditas autofertilizantes, la producción requiere una asociación cercana entre dos individuos, y por lo tanto el agrupamiento hará más probable la unión de los gametos. En la mayor parte de los individuos sésiles o aquellas especies de movimientos sumamente lentos, como las ostras, los cirrípedos, los mejillones, los tunicados, algunos anélidos, los erizos y muchos otros animales marinos, el estímulo social que resulta del comportamiento de agrupación es esencialmente con fines reproductivos. En los grupos de animales antes referidos, así como en otros animales del grupo de los peces, esta estimulación social puede ser, no sólo química, sino etológica, y en general su principal efecto es una mayor sincronización de la fase reproductora, con el consiguiente aumento de la eficiencia reproductiva de la población.

Sin duda las estrategias alimentarias de las poblaciones animales están en relación muy estrecha con la disposición espacial de los individuos en la población. En el caso de *Neodiprion pratti*, sus larvas eclosionan sobre las agujas foliares de los pinos que les sirven de fuente de alimento; dichas larvas presentan una forma de apiñamiento que se aparta en forma significativa de la disposición al azar; Chent (1960) demuestra que estas agrupaciones son debidas a un factor de atracción mutua entre las larvas resultante del olor del pino y la saliva de alguna larva en el proceso de alimentación. La causa última de este fenómeno resultó ser la siguiente: una vez que una larva atraviesa la cutícula de la hoja del pino, otras larvas pueden comer de la misma abertura o hueco sin la pérdida de tiempo y de energía que implicaría cortar o abrir otro hueco en la cutícula en otro punto; es decir, hay una clara ventaja de ser atraídas hacia una fuente de alimentación ya abierta. Emlen (1966b) hizo observaciones similares en el caracol *Thais emarginata*, que se alimenta del cirrípedo *Balanus variosus*.

Desde luego la territorialidad, como una faceta de gran importancia en la etología de los animales, tiene íntima relación con los problemas de la distribución espacial. Sin embargo, es éste un tema muy largo y complejo para ser abordado aquí en relación con el problema de la distribución espacial de los animales.

4

MORTALIDAD Y TABLAS DE VIDA

En el capítulo 1 se vio que uno de los mejores índices de abundancia de una población es su densidad, la cual, cuando se expresa en función del tiempo, da una curva poblacional, que puede ser total o parcial, y da una idea de las variaciones de la población a lo largo del tiempo. El número de individuos, tanto total como parcial, de una población en un momento dado, depende fundamentalmente de la cantidad de individuos que se incorporan y que desaparecen de la población. Estas entradas y salidas pueden deberse a un incremento o a un decremento intrínseco, es decir a nacimientos o a muertes, o bien a la inmigración o a la emigración de individuos.

En lo que sigue no se tocarán los problemas de migración, aunque no se negará la gran importancia que suelen tener en la determinación del tamaño de la población. Más bien se tratarán los procesos de mortalidad y natalidad.

Nos ocuparemos primero de la sobrevivencia de los individuos y de la construcción de las Tablas de Vida; luego se analizará el problema de la reproducción en relación con la fecundidad para utilizar estos dos procesos en la construcción de los principales parámetros poblacionales.

TERMINOLOGÍA Y FORMAS DE EXPRESAR LA MORTALIDAD

Como resultado de la investigación de la dinámica de poblaciones se ha demostrado que la mortalidad puede expresarse de muchas maneras, dependiendo éstas no sólo de la finalidad de cada estudio, sino también de la especie animal y de las posibilidades de obtener la información. Las siguientes son las formas más usuales de evaluar el proceso de mortalidad en una población.

Tasa Bruta de Mortalidad

Uno de los índices de mortalidad más simples de una población, aunque también posiblemente el menos útil, es la llamada tasa bruta de mortalidad: la cual se define como la razón del número total de muertos durante una unidad de tiempo al tamaño total de la población. Si se expresa por N_0 al número total de individuos de la población al comienzo de la unidad de tiempo, y por N_t el número total de aquellos todavía vivos al final de dicha unidad, entonces la tasa bruta de mortalidad está dada por:

$$M_c = \frac{N_0 - N_t}{N_0}.$$

Esta tasa, por el simple hecho de considerar el total de individuos muertos sin especificar su edad, sexo, o causa de muerte, provee muy pocos datos útiles para el análisis de la dinámica poblacional. Como se verá con más detalle más adelante, es evidente que una cierta mortalidad entre los adultos de mayor edad afectará a una población de manera muy distinta que esa misma mortalidad entre los elementos juveniles.

Por esta razón, es útil registrar la mortalidad de acuerdo con el sexo, la edad y, si es posible, con la causa específica que la ha provocado.

Tasa de Mortalidad Específica por Edades

El porcentaje de individuos comprendidos en un dado grupo de edad que mueren en un cierto intervalo de tiempo se denomina tasa de mortalidad específica por edades; su expresión matemática es análoga a la de la tasa bruta de mortalidad, con la sola diferencia que tanto el número de sobrevivientes como el número inicial de ellos representan ahora la población viva en un grupo de edad específica.

Tasa de Mortalidad Específica por Sexos

Al igual que las dos tasas anteriores, ésta está expresada por el porcentaje de animales de un sexo dado que mueren en un intervalo de tiempo especificado; la ecuación para su cálculo es similar a la de la tasa bruta, donde, por cierto, el número total de individuos y el número de individuos sobrevivientes están restringidos al sexo en cuestión.

Tasas Instantáneas

Cualquiera de las tres tasas anteriores puede expresarse como una tasa en unidades de tiempo menores que los intervalos considerados. Supóngase que el intervalo de tiempo sea, por ejemplo, un año, y que se subdivide este período en unidades de tiempo de una hora; entonces los cálculos pueden considerarse en términos de tasas instantáneas de mortalidad. Bajo la suposición de que el número de individuos muertos en uno de estos pequeños intervalos de tiempo sea proporcional al número de animales presentes en cada momento, la fracción de animales presentes que, estando vivos en el momento inicial, todavía estarán presentes al final del intervalo mayor t, será:

$$\frac{N_t}{N_0} = e^{-mt}.$$

Si la cronología está basada en unidades de, por ejemplo, años, entonces t se transforma en 1 y la tasa de sobrevivencia estará dada por:

$$\frac{N_1}{N_0} = e^{-m}$$

donde m es la tasa instantánea de mortalidad.

Dado que la tasa de mortalidad y la tasa de sobrevivencia son valores complementarios, la segunda se puede expresar como:

$$\frac{N_t}{N_0} = (1 - M_c).$$

Reemplazando dicha tasa de sobrevivencia por la expresión anteriormente dada, se puede despejar el valor de m, que estará expresado por:

$$m = -\ln(1 - M_c)$$

lo cual indica que la tasa instantánea de mortalidad es igual al logaritmo natural (con signo negativo) del complemento de la tasa cruda anual de mortalidad.

Cabe destacar que la tasa instantánea de mortalidad para cualquier incremento dado de tiempo (es decir, el tiempo cubierto por una tasa de mortalidad bruta dada) puede ser convertida en una tasa de mortalidad instantánea correspondiente a cualquier subintervalo de tiempo simplemente dividiendo dicha tasa por el número de subintervalos deseados. Así, por ejemplo, $m/12$ provee una tasa instantánea de mortalidad correspondiente al lapso de un mes.

Tasa de Mortalidad Específica por Causas

La mortalidad de una población se puede clasificar de acuerdo con el agente que la ha causado. La tasa de mortalidad específica por causas se define como la probabilidad de morir, en un dado período de tiempo, como resultado de una causa particular; en una población en donde todas las muertes tienen por causa un único agente, la tasa de mortalidad específica por causas será la misma que la tasa bruta de mortalidad. Pero en una población en donde, como es usual, hay varias causas de muerte que operan independientemente, la composición de esas diferentes causas está dada por la siguiente ecuación:

$$M_c = 1 - [(1 - C_1)(1 - C_2)\ldots(1 - C_n)],$$

donde la letra C representa la mortalidad por diferentes causas identificadas por los subíndices. En el caso particular de sólo dos agentes de mortalidad, la ecuación se reduce a

$$M_c = 1 - [(1 - C_1)(1 - C_2)],$$

que al multiplicar los factores entre paréntesis y restar su producto de 1 da la tasa de mortalidad debida a dos causas

$$M_c = C_1 + C_2 - C_1 C_2,$$

de la cual se desprende que la tasa de mortalidad es la suma de las mortalidades producidas por cada uno de los agentes menos la interacción entre ambas mortalidades.

ESTIMACIÓN DE LA MORTALIDAD

Las dificultades de obtener una estimación confiable de la mortalidad, tanto total como de los diversos estratos que componen una población animal, son las mismas dificultades inherentes en la estimación del tamaño poblacional y de la composición por edades de una población. En efecto, una de las formas más directas y simples de obtener estimaciones de mortalidad se basa en hacer una estimación de la densidad de la población en dos momentos sucesivos. En el supuesto de que en dicho lapso no hubo inmigración ni emigración, ni un aporte a la población por reproducción, es evidente que la diferencia entre la estimación poblacional en ambas ocasiones nos dará una estimación de la mortalidad. Otra forma, que es una evidente complementación de la diferencia de dos estimaciones sucesivas, es la estimación de la mortalidad de una manera directa por medio de un estimado del número de individuos muertos o en muy mal estado de salud (y que, por lo tanto, se estima podrían morir en un lapso ulterior breve). Este último método de estimar la mortalidad de manera directa depende mucho de la especie cuya población se está estudiando.

La identificación de los distintos agentes de mortalidad, y la estimación de la intensidad con que cada uno de ellos produce una mortalidad, también debe estimarse a partir de métodos de muestreos similares a los descritos para la estimación de las densidades de poblaciones animales. Las observaciones directas permiten obtener una estimación de la mortalidad por causas de tipo climático, aunque también se puede utilizar una combinación de métodos experimentales y de campo, como, por ejemplo, la exposición de individuos coleccionados o criados en el laboratorio a diferentes condiciones de campo. En cuanto a la identificación y evaluación de la importancia de los agentes bióticos de mortalidad, de acuerdo con Southwood (1966) se pueden reconocer los siguientes cinco métodos principales de trabajo:

1. Examen de los Restos del Hospedador o de la Presa

En el caso de presas es frecuente que se encuentre una cierta proporción de los cadáveres de los animales que han sido víctimas de depredadores (ya sean restos reconocibles, como esqueletos, o una porción importante de alguna parte del cuerpo en el caso de los insectos). En el caso de víctimas de parasitismo es común poder detectar el grado de parasitismo y las especies de parásito simplemente por la disección del hospedador. En este último caso, a menos que el parásito y su hospedador tengan ciclos de vida y tiempos generacionales similares (lo cual producirá una sincronización entre ambas especies), es necesaria una estimación en varios períodos o estaciones distintas para evaluar el grado de *variabilidad* del parásito como un agente de mortalidad. También es posible hacer una evaluación de los patógenos como agentes de mortalidad por medio del reconocimiento de animales muy enfermos (con síntomas identificables) o que han muerto por una causa microbiana o viral.

2. Examen de los Depredadores

Cuando se quiere evaluar la depredación como causa de mortalidad en poblaciones de insectos, suele recurrirse al análisis estomacal.

En el caso de las aves como depredadores se suele examinar el estómago de los polluelos antes de que abandonen sus nidos. Cuando el reconocimiento del contenido estomacal se hace difícil, se puede recurrir a técnicas más elaboradas, como las pruebas de precipitina (que permiten el reconocimiento de proteínas específicas de las presas por la reacción con el suero de mamíferos sensibilizados), o a los isótopos radiactivos en presas marcadas que transmitirán su radiactividad al depredador.

3. Exclusión de los Parásitos o Depredadores

Hay métodos que se basan en la exclusión artificial y controlada de los depredadores y parásitos para evaluar posteriormente el aumento poblacional de la presa o del huésped bajo las nuevas condiciones. Aunque, en principio, éste es un método atractivo, adolece de una serie de defectos, como la gran variabilidad que implica someter una población a nuevas condiciones y la imposibilidad de controlar los cambios, en particular los de tipo microclimático, que se producen concomitantemente con la exclusión del depredador o del parásito.

4. Contaje Directo de los Parásitos

En el caso de parásitos no sociales (es decir, cuando de cada hospedador solo emerge un solo parásito) la identificación de los individuos (especialmente en sus formas de pupa) permite obtener una estimación del grado de parasitismo de la población del hospedador. En el caso de parásitos sociales (multiparasitismo) es necesario recurrir a la evaluación experimental de la capacidad del parásito, que se describe a continuación.

5. Evaluación Experimental de la Capacidad del Parásito y de los Depredadores

Para evaluar la capacidad de depredadores y parásitos como agentes de mortalidad es necesario, no sólo una medida de su selectividad y aceptabilidad de varias especies de presas y hospedadores, sino también una evaluación de su capacidad intrínseca (tales como habilidad para encontrar sus presas u hospedadores y la respuesta a la densidad de sus poblaciones). Hay varios índices que permiten evaluar la capacidad reproductiva y de búsqueda de los parásitos, en esencia basados en la determinación del *área de descubrimiento* como una función de la densidad de los parásitos, de la densidad inicial de los hospedadores y de la densidad de los hospedadores sin parasitar en un momento dado. La crítica fundamental que se puede hacer a este enfoque es que por las dificultades metodológicas de llevar a cabo estos trabajos en el campo, se recurre a menudo a la extrapolación de resultados de laboratorio a condiciones de campo, lo cual no siempre está justificado.

TABLAS DE VIDA

Se ha puesto de manifiesto ya la importancia y el valor que tiene expresar la mortalidad en una población animal en función de la edad de los individuos que la componen; así, la mortalidad específica por

edades permite la estimación de otra serie de parámetros de gran importancia en el estudio de la dinámica de poblaciones animales. En estos momentos es difícil concebir una investigación en dinámica de poblaciones que no implique la construcción de una Tabla de Vida, con mayor o menor detalle. Como se verá, las Tablas de Vida representan, por un lado, una manera sinóptica y sintética de expresar en forma numérica las principales características de la mortalidad específica por edades; por otro lado, es un punto de partida para establecer parámetros poblacionales y de esta manera evaluar las características de la población en estudio.

Fue Deevey (1947) quien por primera vez llamó la atención de los ecólogos a la aplicación de las Tablas de Vida, tal cual como se venían desarrollando por los demógrafos. En efecto, por las necesidades de las compañías de seguros, las ciencias actuariales habían acumulado una serie de técnicas para evaluar la esperanza de vida de los individuos de una población a distintas edades; ello permitió la obtención de una variedad de técnicas que permitieron la estimación de las Tablas de Vida de poblaciones humanas. Después de la llamada de atención de Deevey sobre las posibilidades de aplicar las mismas técnicas a poblaciones animales, resultó claro que se podían aprovechar muchos de los avances metodológicos de los demógrafos, pero que su aplicación a poblaciones animales tenía enfoques e intereses distintos.

La Tabla de Vida elaborada por los ecólogos corresponde, por su construcción, a uno de dos tipos:

1. Tabla de Vida Específica por Edades u Horizontal

Se basa en los sucesos que le ocurren a una cohorte real (se entiende por cohorte un grupo de individuos que tienen la misma edad cronológica); es evidente que si se sigue a lo largo del tiempo el destino de individuos que han nacido en la misma época, a medida que van siendo afectados por las diversas causas de mortalidad, se obtiene un registro directo del número de muertos que permite elaborar una Tabla de Vida específica por edades.

2. Tabla de Vida Temporal o Vertical

Es la basada en una cohorte imaginaria obtenida a partir de la estructura por edades de la población en un momento dado a base de una estimación muestral o censal según el supuesto de que la población se halla estacionaria y con una considerable superposición de generaciones. Es evidente por lo que se acaba de definir que un requisito fundamental de este tipo de Tablas de Vida es el reconocimiento e identificación de las edades de los individuos de la población.

Para facilitar el análisis de los componentes de una Tabla de Vida imagínese una cohorte. Si se evalúa en cada unidad de tiempo elegida el número de individuos vivos aún, se tendrá una idea de la manera en que la población va mermando con el tiempo. La construcción de una Tabla de Vida basada en el número de individuos vivos en cada unidad de tiempo se lleva a cabo de la siguiente manera: Supóngase que N_x es el número de individuos vivos en cada una de las edades x; entonces se definen los siguientes símbolos:

Símbolo	Definición	Cálculo
x	Edad.	
l_x	Proporción de sobrevivientes a la edad x.	N_x / N_0
d_x	Número de individuos que mueren entre las edades x-1 y x. (Como verificación recuérdese que $\Sigma d_x = N_0$. El d_0 se considera siempre arbitrariamente cero.)	$N_{x-1} - N_x$
q_x	Probabilidad de morir entre x-1 y x.	d_x / N_{x-1}
L_x	Media de la probabilidad de sobrevivencia entre dos edades sucesivas.	$[l_x + l_{x+1}]/2$
T_x	Número total de días que quedan de vida a los sobrevivientes que han alcanzado la edad x; m representa la máxima edad alcanzada. (Obsérvese que en la sumatoria se procede de abajo hacia arriba.)	$\sum_{m}^{x} L_x$
e_x	Esperanza de vida (en las unidades de tiempo en que vienen expresadas las edades x).	T_x / l_x

Podemos ejemplificar el proceso de cálculo con el estudio de Dixon y Wratten (1971), quienes llevaron a cabo una evaluación experimental de la mortalidad y la fecundidad por edades del áfido *Aphis fabae* y obtuvieron los resultados que constan en la Tabla I.

Conocido el número de individuos que sobreviven (en este caso individuos hembra) a lo largo de los días para el caso de *Aphis fabae*, se pueden aplicar las definiciones de los símbolos que componen una Tabla de Vida, con las fórmulas arriba expuestas. El resultado de dicha operación permite construir la Tabla de Vida que se presenta en la Tabla II, donde aparece una serie de estadísticas de población que sintetizan las principales características de la mortalidad específica, por edades, que afectan a la población en las condiciones utilizadas.

De las varias columnas de que consta la Tabla de Vida hay algunas que son de más interés para los demógrafos, es decir, para el estudio de poblaciones humanas, en tanto que otras son las más comúnmente utilizadas en los estudios de poblaciones animales. Así, por ejemplo, el demógrafo suele estar más interesado en la última columna, que se

Tabla I. Número de Individuos Hembra Vivos en Función del Tiempo y Fecundidad por Edades del Áfido *Aphis fabae* (Tomada de Dixon y Wratten, 1971).

Edad en Días	No. de Hembras Vivas	No. Total de Huevos Depositados
0	1000	0
1	1000	0
2	990	13266
3	830	9877
4	510	2346
5	360	1656
6	0	0

Tabla II. Tabla de Vida de los Individuos Hembra del Áfido *Aphis fabae*, Construida a Partir de los Datos de Dixon y Wratten (1971).

x	d_x	q_x	l_x	L_x	T_x	e_x
0,5	0	0	1,000	1,0000	4,190	4,19
1,5	0	0	1,000	0,9950	3,190	3,19
2,5	10	0,0100	0,990	0,9099	2,195	2,21
3,5	160	0,1616	0,830	0,6700	1,285	1,54
4,5	320	0,3850	0,510	0,4350	0,615	1,20
5,5	150	0,2941	0,360	0,1800	0,180	0,00
6,5	360	1,0000	0,000	0,0000	0,000	0,00

refiere a la esperanza o expectativa de vida con la edad y en la columna de q_x, que, en cierta forma, representa una tasa instantánea de mortalidad específica por edades. Por el contrario, en general el ecólogo de poblaciones animales, aunque también desde luego puede interesarse en las mismas columnas que los demógrafos, suele otorgar más importancia, por ejemplo, a la columna l_x. A continuación se verán las curvas de sobrevivencia, de longevidad y de expectativa de vida, por ser los índices de más interés para los ecólogos.

LA CURVA DE SOBREVIVENCIA

La columna l_x de una Tabla de Vida se conoce como la probabilidad de sobrevivencia, dado que representa la proporción de individuos vivos a una cierta edad, en relación con el número inicial o edad primera. Si se representan los valores de la columna l_x en función del tiempo o la edad, se obtiene la llamada curva de sobrevivencia o curvas l_x. Desde los trabajos de Deevey (1947) se han reconocido cuatro tipos fundamentales de curvas de sobrevivencia (Fig. 7). La curva tipo I que corresponde a poblaciones cuya probabilidad de sobrevivir durante todas las etapas de la vida hasta prácticamente el final es constante e

igual a 1, ocurriendo una muerte masiva hacia las edades finales o máximas de los individuos; en otras palabras, este tipo de curva de sobrevivencia refleja una mortalidad concentrada en los individuos viejos. La curva de tipo II representa una población en la cual hay un *número constante* de animales que mueren por unidad de tiempo, independientemente del número de animales que han sobrevivido; es decir, el ser la curva de sobrevivencia una recta, significa que al au-

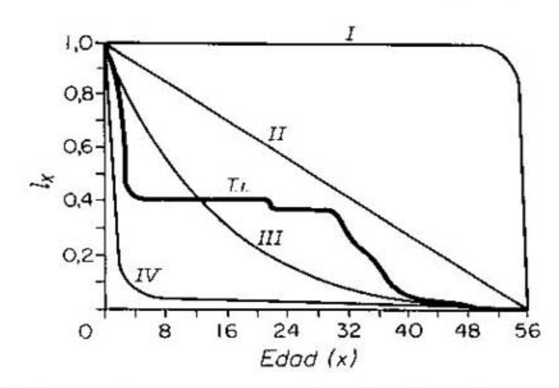


Fig. 7. Principales tipos de curvas de sobrevivencia y curva de sobrevivencia del chipo o vinchuca *Triatoma infestans* (Hemiptera, Reduviidae) en condiciones de laboratorio (edad en semanas).

mentar la edad en una unidad el número de animales que mueren es el mismo para un incremento en edades jóvenes y para un incremento en edades avanzadas. La curva de tipo III representa una población en la cual hay una *fracción constante* de animales vivos que mueren en cada uno de los intervalos de edad; obsérvese que al decir que el número de individuos que mueren es una fracción constante de animales equivale a decir que el número de animales que muere a medida que la población envejece es cada vez menor, dado que el número de sobrevivientes va disminuyendo con la edad. Finalmente, la curva de sobrevivencia de tipo IV representa una población en la cual la mortalidad afecta fundamentalmente a los animales jóvenes de la población. Una vez superadas las etapas juveniles, la mortalidad se reduce en grado considerable y resulta una sobrevivencia casi constante.

Las curvas de sobrevivencia de la figura 7 son curvas idealizadas; no se puede decir que ninguna de esas curvas es una curva típica o representativa de alguna población animal real, evaluada en las condiciones de campo normales, las cuales originan una serie de causas de mortalidad a los individuos de esa población. En general, dado que a medida que los individuos envejecen, se hacen susceptibles a diferentes causas de mortalidad, lo que se obtiene es una curva de sobrevivencia que representa una mezcla de algunos de los cuatro tipos idealizados de curvas; en la figura 7, junto a los cuatro tipos ideales se ha dibujado también la curva de sobrevivencia correspondiente a *Triatoma infestans*, en condiciones de laboratorio (Rabinovich, 1972). Obsérvese que hay una caída brusca en las primeras épocas de vida corres-

pondientes a la eclosión de los huevos y a la metamorfosis de las ninfas de primer estadio; cuando las ninfas han superado los riesgos de entrada al segundo estadio ninfal, los riesgos disminuyen notablemente hasta que inician su vida adulta, en que están sujetas a una mortalidad que produce una curva de sobrevivencia más similar a la de tipo II.

En general, la mayor parte de los animales que tienen estados larvales bien definidos, seguidos por una metamorfosis previa a la edad adulta, suelen evidenciar mortalidades relativamente altas en las etapas más jóvenes o en las transiciones de una fase a otra; a este grupo pertenecen muchos peces, insectos, crustáceos y celentéreos. La mayor parte de los animales superiores, en particular los del grupo de los vertebrados, que tienen un cuidado importante de tipo maternal por sus crías, suelen acusar altas tasas de mortalidad en la edad del destete y de terminación del cuidado maternal. En la mayor parte de estos animales, la tasa de mortalidad en la naturaleza es aproximadamente constante una vez que alcanzan la edad adulta; es decir, muestran en dicha etapa de su vida una curva de sobrevivencia de tipo III (es el caso de la mayor parte de las poblaciones de peces, aves y salamandras terrestres).

Las curvas de sobrevivencia no son en realidad una característica constante de las poblaciones o de las especies; por el contrario, es una forma de expresar la mortalidad a que está sujeta una población y, por ello, muy sensible a las condiciones ambientales, al sexo, al genotipo de los individuos y a su posición en la comunidad en que viven. Pearl (1928) encontró que los adultos de la mosca de la fruta que poseían como carácter genético alas vestigiales, mostraban en el laboratorio una curva de sobrevivencia de tipo II, mientras que los adultos de la misma especie con alas normales acusaban una curva de sobrevivencia de tipo I; éste es un caso extremo que permite demostrar que incluso un cambio en un único gen de la población puede hacer cambiar radicalmente la curva de sobrevivencia de un tipo a otro.

EXPECTATIVA DE VIDA

De las definiciones dadas de las diferentes columnas de la Tabla de Vida con sus respectivas fórmulas de cálculo se observa que la espectativa o esperanza de vida se obtiene dividiendo el total de unidades de tiempo que le quedan por vivir a los sobrevivientes que han alcanzado una cierta edad por la probabilidad de haber llegado vivo a dicha edad desde el comienzo de la vida; como la columna T_x representa la acumulación de las probabilidades de vida de todos los individuos de la población desde su edad máxima hasta la edad en cuestión, al dividir por la probabilidad de estar vivo a una edad dada, se está despejando la cantidad de tiempo remanente que, en promedio, le queda por vivir a un individuo "típico" de la población. La mayor parte de las curvas de la expectativa de vida en función de la edad suelen ser de tipo decreciente, pero suelen manifestar ciertos máximos o *pequeños picos* que demuestran cuáles son las edades críticas de la población en función de los riesgos de mortalidad (véase el caso de *R. prolixus* en la Tabla IV).

ELABORACIÓN DE TABLAS DE VIDA

Se dijo que se podían reconocer dos tipos de Tablas de Vida: las específicas por edades u horizontales y las temporales o verticales. La elaboración de una Tabla de Vida corresponderá a un tipo o a otro de acuerdo con las características de la población animal en cuestión y de la accesibilidad y facilidad que se tenga para obtener la información fundamental de mortalidad. En efecto, cuando se trata de poblaciones, como es el caso de muchos insectos que tienen generaciones discretas o discontinuas, es decir, generaciones no superpuestas, se construyen Tablas de Vida de tipo horizontal o específicas por edades. Esta Tabla de Vida mide el destino de una cohorte real, como sería el caso de los individuos de una población única; en otras palabras, lo único necesario es llevar a cabo una evaluación de la población a lo largo de sucesivos intervalos de tiempo durante la progresión desde su inicio hasta su etapa adulta (en el caso de los insectos será por lo común desde su fase de huevo hasta la de adulto reproductor), transformándose entonces el problema en un simple problema de muestreo poblacional.

En caso de que se desee elaborar la Tabla de Vida de una población de una especie caracterizada por generaciones superpuestas (que por lo general resulta de una reproducción continua a lo largo de muchos períodos del año o durante varias temporadas seguidas), se recurre a la Tabla de Vida vertical o temporal. Estas Tablas de Vida exigen, para ser correctas, que se cumpla el supuesto de una tasa de mortalidad constante a lo largo de las sucesivas generaciones. Por otra parte, cuando la población está estacionaria, es decir, que ha alcanzado un estado natural de equilibrio porque el número de nacimientos es exactamente igual al de muertes, y por lo tanto no varía cuantitativamente de una época a la siguiente, entonces los dos tipos de Tablas de Vida resultan idénticos.

Tablas de Vida Temporales o Verticales

La aplicación de este tipo de Tablas de Vida a los estudios de la dinámica de poblaciones animales se ha hecho de dos maneras: por un lado, utilizando la información de los censos de la población viva por edades; en este caso la elaboración de la Tabla de Vida es idéntica a la que utiliza el actuario para evaluar las primas de seguro que deben pagar las personas a distinta edad, basándose fundamentalmente en la estructura de edades de la población en un momento dado.

Por otro lado, es muy frecuente, sobre todo en el estudio de las poblaciones de artrópodos, que sea sumamente difícil evaluar la edad de una manera directa; en estos casos se suele evaluar el tamaño de la población por los distintos estadios de desarrollo. En estos casos, se ha reconocido que si se tiene en cuenta la duración de los diferentes estadios de desarrollo, se encontrará una relación entre el número de individuos colectados en cada uno de estos estadios de desarrollo y su sobrevivencia. Ejemplo de la elaboración de una Tabla de Vida cuando las edades se agrupan en estadios de desarrollo es el caso del *Rhodnius prolixus*, que pasa por cinco etapas de desarrollo ninfales antes de alcanzar la adulta. Si bien forma poblaciones silvestres en diversos há-

bitats, tales como nidos de pájaros y guaridas de roedores y en diversos tipos de vegetación (de preferencia palmas), el hábitat que plantea un problema serio de salud pública, por tratarse de ser transmisor de enfermedades, es el domicilio. En un esfuerzo por evaluar la técnica de muestreo mediante los métodos de captura-marcación-recaptura, se hizo un censo completo de la población de *Rhodnius prolixus* de una casa; esto implicó la destrucción total de la vivienda, por derribo lento y progresivo de cada sección de la casa, capturando uno por uno todos los insectos. Este método, que constituye un censo en el sentido estricto de la palabra, permite asegurar que alrededor del 95% de la población existente en el momento del censo fue capturada y contada. Los resultados de dichas capturas se encuentran en la Tabla III junto con la duración de cada estadio de desarrollo ninfal. Suponiendo dicha población aproximadamente

Tabla III. Resultados de un Censo de *Rhodnius prolixus* en Venezuela (Caserío Hacienda Vieja, Estado Cojedes).

Estadio	No. de Individuos	Duración del Estadio (días)	Densidad Corregida
I	480	10,5	45,7
II	291	12,7	22,9
III	169	14,2	11,3
IV	124	13,4	9,3
V	180	20,9	8,6
Adultos	428	-	-
Total	1672	-	-

estable (es decir que nacimientos y muertes se compensaron durante el período del censo, que duró un día completo), se puede concluir que la distribución de edades obtenida en cierta manera refleja la forma de una curva de sobrevivencia. El primer paso en la elaboración de una Tabla de Vida a partir de los números obtenidos en cada uno de los estadios de desarrollo consiste en dividir el número total de insectos de cada estadio por la duración "aproximada" del tiempo de desarrollo del respectivo estadio. En este caso particular se dice que se dividió por la duración "aproximada" de cada estadio, debido a que éste es un tipo de información relativamente difícil de obtener en el campo; en el caso del *Rhodnius prolixus* la información dada en la Tabla III se basa en la duración en días de cada estadio obtenida en el laboratorio a una temperatura constante de 28 grados centígrados, muy cercana al promedio de la temperatura del lugar donde se realizó la colección. Una vez llevada a cabo dicha división, se obtiene una densidad corregida (véase la última columna de la Tabla III) que, cuando se expresa en forma de histograma en función de las edades en días de cada uno de los estadios en forma acumulada, se obtiene el equivalente de una distribución de edades específica por estadios (Fig. 8). Identificando el punto medio de cada bloque del histograma (que representa el punto medio del lapso de desarrollo de cada estadio) y trazando una curva que una dichos puntos, se habrá adaptado la curva de distribución de estadios en una

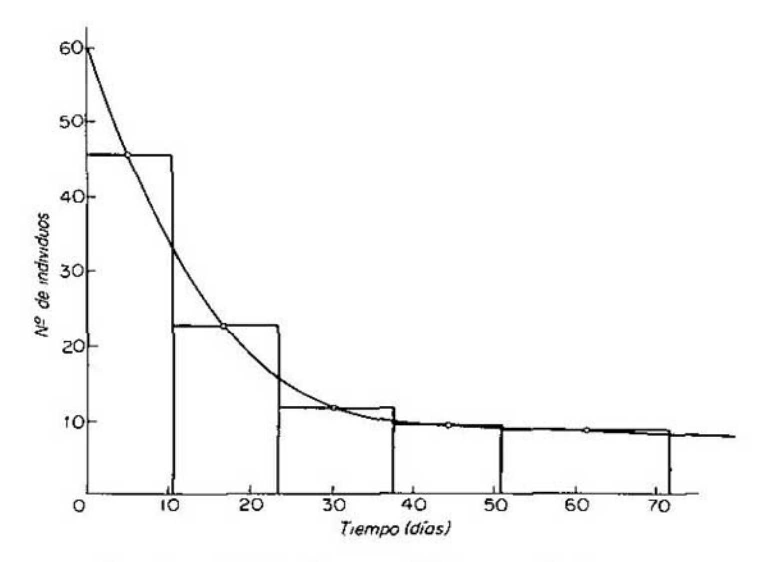


Fig. 8. Análisis de mortalidad en condiciones de campo de poblaciones con amplia superposición de generaciones y edades agrupadas por estadios de desarrollo. Histograma poblacional de *Rhodnius prolixus* (Hemiptera, Reduviidae) en una casa en el Estado Cojedes, Venezuela, con el ajuste visual de una curva de sobrevivencia. Datos originales del autor y colaboradores.

distribución por edades, la cual (siempre y cuando se mantenga el supuesto de una población estable) coincidirá en cierto grado con la curva de sobrevivencia de una Tabla de Vida temporal o vertical.

A partir del histograma de la figura 8 se puede leer el número de individuos que sobrevivirán hasta cada una de las edades independientemente de su estadio; estos valores son los datos básicos que se utilizarán para elaborar una Tabla de Vida de tipo temporal o vertical (Tabla IV). Dicha Tabla se elaboró a partir de la segunda columna, es decir, del número de individuos vivos en cada una de las edades (en este caso tomadas de semana en semana). Ello permitió obtener la columna de la probabilidad de sobrevivencia (l_x), y a partir de ésta, por el método explicado anteriormente, la expectativa de vida en semanas.

Tablas de Vida Horizontales o Específicas por Edades

El requisito para la elaboración de Tablas de Vida específicas por edades es disponer de una *serie* de muestreos de la población tomados en tiempos distintos, de manera que se conozca el número de individuos vivos a las diferentes edades. En una población de ciervos rojos de la isla de Rhum, Lowe (1969) hizo una estimación de los sobrevivientes de una cohorte original considerando como tal a los ciervos de primera

Tabla IV. Tabla de Vida Vertical de *Rhodnius prolixus* en Venezuela (Caserío Hacienda Vieja, Estado Cojedes). Elaborada a Partir de Un Censo por Estadios de Desarrollo (Véase la Tabla III). Las Edades (x) se Dan en Semanas.

x	N_x	l_x	d_x	$1000\ q_x$	e_x
0	60	1,000	0	0	2,97
1	41	0,683	19	463	3,14
2	27	0,450	14	519	1,28
3	18	0,300	9	500	4,01
4	13	0,217	5	385	4,35
5	10	0,167	3	300	4,50
6	9	0,150	1	111	3,95
7	9	0,150	0	0	2,95
8	9	0,150	0	0	1,95
9	9	0,150	0	0	0,95
10	8	0,133	1	125	-

edad que estaban vivos en el año 1957, y por lo tanto, en los siguientes nueve años, evaluó la sobrevivencia de dicha cohorte original. Esto le permitió elaborar una Tabla de Vida de tipo horizontal (Tabla V) y constrastarla con la previamente obtenida mediante la técnica de las Tablas de Vida verticales.

Tabla V. Tabla de Vida Horizontal para Ciervos Machos del Rhum en 1957 (Lowe, 1969).

x (Edad, Días)	l_x (Supervivencia al Inicio de la Clase de Edad x)	d_x Muertos	e_x Futura Esperanza de Vida	$100\ q_x$ Tasa de Mortalidad/1,000
1	1000	84	4,76	84,0
2	916	19	4,15	20,7
3	897	0	3,25	0
4	897	150	2,23	167,2
5	747	321	1,58	430,0
6	426	218	1,39	512,0
7	208	58	1,31	278,8
8	150	130	0,63	866,5
9	20	20	0,5	1000

Una comparación de los dos tipos de Tablas de Vida permitió hallar ciertas diferencias de importancia, lo cual no hace otra cosa que reflejar muchas de las dificultades inherentes a la elaboración de Tablas de Vida de poblaciones de animales en condiciones de campo. Así, por ejemplo, la alta mortalidad que se observa entre las edades de 7 y 9 años podría explicarse por un factor que habría que estudiar, o también podría ser consecuencia de causas ajenas al proceso mismo de la mortalidad. En efecto, se debe tener presente que la columna l_x se basa

en la frecuencia relativa de animales en sucesivas clases de edad, según se ha observado en un momento dado del tiempo (el año 1957 en el caso de los ciervos de la isla de Rhum): cualquier causa que pudiera razonablemente provocar un pico o una caída de la distribución de frecuencia de edades producirá el efecto opuesto (una caída o un pico, respectivamente) en la distribución de los q_x. Véase un caso sencillo a modo de ejemplo. Supóngase que, por disponer de recursos, en un año dado la reproducción sea excepcionalmente alta, pero la tasa de mortalidad específica por edades se haya mantenido sin cambio durante varios años. Si la estructura de edades se utilizara entonces para construir la columna l_x, los animales que nacieron en el año de esa abundante reproducción aparecerán como una frecuencia relativamente alta, y los correspondientes q_x aparecerán muy bajos. De modo análogo, un año en que sea excepcionalmente pobre la reproducción podrá también ser mal interpretado como una excepcional alta tasa de mortalidad para clases de edades posteriores. Sucesos de este tipo son claras contradicciones de los supuestos hechos en la elaboración de Tablas de Vida temporales y explican en gran medida las diferencias que se obtienen en los dos tipos de elaboración de Tablas de Vida que se aplicaron para las poblaciones del ciervo rojo de la isla de Rhum.

ESTIMACIÓN DE LA MORTALIDAD A PARTIR DE LAS TABLAS DE VIDA EN POBLACIONES CON SUPERPOSICIÓN DE GENERACIONES

Supóngase que se ha elaborado una Tabla de Vida de una población que no sólo acusa una apreciable superposición de generaciones, sino que además no es posible reconocer sus edades cronológicas, es decir, que la estructura de la población viene dada, no por una distribución de edades, sino por una distribución de clases de edades, por ejemplo, estadios de desarrollo de un insecto (de duración desigual). En este tipo de situación la evaluación de la mortalidad por estadios no se puede obtener de manera simple y directa a partir de la Tabla de Vida, pero se puede recurrir a alguno de los dos métodos que se describen a continuación, basados en el ejemplo de *Rhodnius prolixus* uno, y en el de una población de áfidos el otro.

Método de Service (1976)

De acuerdo con la muy socorrida suposición de que la mortalidad *dentro* de un estadio es constante (aunque no es necesario añadir la condición de que la mortalidad sea igual *entre* estadios; lo cual es bastante razonable en el caso de especies en que la duración de cada estadio es relativamente corta), se puede obtener una estimación de la mortalidad en cada uno de los estadios a partir de los datos de la Tabla de Vida, de la siguiente manera. Se lee gráficamente en la curva que pasa por los puntos medios del histograma de la figura 8 el número de individuos que entran en un estadio, es decir, se obtiene de la curva de distribución de clases de edad por estadio el número de individuos que teóricamente debieron haber iniciado su vida en cada uno de los estadios (columna 3 de la Tabla VI): ello permite obtener el número de muertos habidos en cada uno de los estadios por simple diferencia y, a continuación, la proporción relativa de los que mueren en cada estadio simplemente dividiendo el número de individuos muertos por el de in-

dividuos que entraron vivos en el respectivo estadio (columna 5 de la Tabla VI); la razón del número de individuos que entraron en dos estadios sucesivos da la sobrevivencia relativa. Para obtener la sobrevivencia relativa diaria es necesario extraer la raíz n-ésima (donde $n = d_i$ = duración en cada uno de los estadios); el complemento, es decir, 1 menos la sobrevivencia relativa diaria, representa la mortalidad diaria en cada estadio, la cual multiplicada por 100 conduce (última columna de la Tabla VI) al porcentaje diario de muertos en cada uno de los estadios.

Método de Hughes

Hughes (1962, 1963) utiliza por primera vez un método de estudio de mortalidades de las diferentes clases de edad de los áfidos, los cuales suelen constituir poblaciones de amplia superposición de generaciones, y que, a menudo, presentan también una distribución estable de edades. Esta última característica no es muy frecuente por ser peculiar de poblaciones cuya tasa de crecimiento es muy baja o nula. En las condiciones arriba citadas la distribución de edades observadas se aproxima a una progresión geométrica; por consiguiente, la razón del número de individuos en dos clases de edad sucesivas indica la tasa potencial de incremento poblacional (λ). Por ejemplo:

$$e^{\lambda} = \frac{\text{número de áfidos en los estadios I + II}}{\text{número de áfidos en los estadios II + III}},$$

donde e es la base de los logaritmos naturales. El número esperado de individuos en cada una de las clases de edad se compara con las frecuencias obtenidas a partir de la tasa de crecimiento poblacional de campo, la cual se puede estimar gráficamente. Una vez hecho esto, la mortalidad total en cada clase de edades es igual a la diferencia entre la tasa de crecimiento poblacional potencial (λ) y la tasa de crecimiento real.

USO DE TABLAS DE VIDA EN ESTUDIOS DE DINÁMICA DE POBLACIONES

Una de las principales finalidades de la elaboración de Tablas de Vida en la dinámica de poblaciones animales es la de tratar de hallar no sólo a qué edades y con qué intensidad operan ciertos factores de mortalidad, sino también si una causa de mortalidad en un estadio o edad dada actúa en forma densodependiente, en forma directa, retrasada o inversa, o, en última instancia, si actúa de manera densoindependiente; estas cuestiones se relacionan con aspectos de regulación poblacional y se verán en detalle más adelante. La mayor parte de los análisis de Tablas de Vida de casos reales de poblaciones en condiciones específicas de campo, en donde se han aplicado las técnicas más refinadas de análisis, se refieren a poblaciones de insectos que suelen tener una generación por año y prácticamente ningún grado de superposición de generaciones. En estos casos, no sólo los muestreos se han simplificado enormemente, sino que, además, la mortalidad específica por edades es completamente estacional y mucho más fácil de identificar. En estas condiciones, no sólo es factible el recuento de los in-

Tabla VI. Estimación de la Mortalidad por Estadios de *Rhodnius prolixus*, Basada en la Información de la Figura 8, Según el Método de Service.

1	2	3	4	5	6
Estadio	Edad en Días al Comienzo del Estadio	No. de Individuos que Entran en el Estadio	No. de Muertos en el Estadio	Proporción Relativa que Mueren en el Estadio	Porcentaje Diario de Muertos en el Estadio
(i)	(t_{i-1})	($S_{t_{i-1}}$)	(D_i)	($D_i/S_{t_{i-1}}$)	$100\left[1 - \left(\frac{S_{t_i}}{S_{t_{i-1}}}\right)^{1/d_i}\right]$
I	0	60	26	0, 433	5, 3
II	10, 5	34	18	0, 529	5, 8
III	23, 2	16	6	0, 375	3, 3
IV	37, 4	10	1	0, 100	0, 8
V	50, 8	9	1	0, 111	0, 6
Adulto	71, 7	8	-	-	-

sectos vivos en las muestras sino también la estimación del número de individuos que mueren en cada intervalo de tiempo, siendo usual que, al mismo tiempo, se realice la identificación de las distintas causas de mortalidad. Como resultado de dicha experiencia, Varley, Gradwell y Hassel (1973) proponen las siguientes reglas operativas en la elaboración de Tablas de Vida de poblaciones de insectos, con las características arriba mencionadas:

Regla 1. Cuando sucesos tales como la muerte por causa identificable están razonablemente bien separados en el tiempo, se tratan como si ocurrieran separados del todo sin ningún grado de superposición.

Regla 2. Cuando los sucesos se superponen en grado importante en el tiempo, puede convenir considerarlos como si hubieran sido exactamente simultáneos.

Regla 3. Cualquier individuo que se colecte debe considerarse ya sea vivo y saludable, o muerto o seguro de morir por alguna causa identificable. Si una larva ha sido ya parasitada, pero durante su colección se encuentran vivos tanto el hospedador como el parásito, entonces, el hospedador debe contar como muerto y debe registrarse el parásito como la causa de la muerte.

Regla 4. Ningún animal puede morir más de una vez. Si un hospedador es atacado en sucesión por dos parásitos, la muerte de aquél debe atribuirse al ataque del primer parásito. Si el segundo parásito es el que finalmente logra sobrevivir, la muerte del primer parásito se atribuirá a este último y esta circunstancia debe constar en la Tabla de Vida del parásito, y no en la del hospedador.

En caso de que se esté elaborando tanto una Tabla de Vida de un hospedador como de sus respectivos parásitos, debe aceptarse una quinta regla operativa.

Regla 5. Si ocurriese la destrucción total o parcial del hábitat, tal destrucción se atribuirá al azar y afecta por igual al hospedador como al parásito, a menos que haya prueba de lo contrario. Si esta suposición no fuese correcta, o si errores de muestreo afectaran las cifras disponibles, entonces deben aplicarse a estas cifras disminuciones pequeñas o a veces considerables durante el proceso de elaboración de la Tabla de Vida.

COMPARACIÓN DE LOS FACTORES DE MORTALIDAD DENTRO DE UNA GENERACIÓN

De acuerdo con Southwood (1966) hay cinco maneras de aprovechar la información obtenida de las Tablas de Vida de una sola generación para el análisis de la mortalidad.

Mortalidad Aparente

Ésta es una de las maneras básicas de medir la mortalidad, ya mencionada antes, ya que sólo indica el número de individuos muertos como un porcentaje del número de individuos que entran en una clase de

edad dada o un estadio dado; por ejemplo, el d_x como un porcentaje del l_x. Su utilidad se limita a permitir la comparación simultánea, ya sea de factores independientes, o del mismo factor en diferentes partes de un hábitat.

Mortalidad Real

La mortalidad real se calcula sobre la base de la densidad de la población al comienzo de la generación, es decir $100 \times d_i/l_0$, donde d_i son los muertos en el intervalo de edades i-ésimo y l_0 el tamaño de la cohorte al comienzo de una generación. Esta mortalidad real, que se presenta en la Tabla VII, en comparación con las demás, es la única columna en dicha Tabla que está expresada por un porcentaje aditivo y, por lo tanto, es útil para comparar el papel de los distintos factores en una misma generación.

Tabla VII. Diversas Medidas de Mortalidad en Una Población Hipotética de Insectos, Utilizadas para Comparar Factores de Mortalidad en Una Tabla de Vida de Una Generación (Southwood, 1966).

Estadio	l_x	d_x	% de Mortalidad Aparente	% de Mortalidad Real	% de Mortalidad Indispensable	Razón Mortalidad Sobrevivencia
Huevos	1000	500	50	50	3	1,00
Larvas	500	200	40	20	2	0,66
Pupas	300	270	90	27	27	9,00
Adultos	30					

Mortalidad Indispensable o Irreemplazable

Ésta es la parte de la mortalidad de la generación que no habría ocurrido si el factor de mortalidad en cuestión hubiera sido eliminado totalmente tras de haber permitido la acción de factores de mortalidad subsecuentes. Se supone a menudo que estos factores de mortalidad destruyen siempre el mismo porcentaje de la población, sean cuales fueren los cambios que pudieran haber en la densidad de la presa; es bastante claro que este supuesto no siempre está justificado. Para dar un ejemplo del cálculo de la mortalidad indispensable a partir de una Tabla de Vida, considérese la mortalidad en el estadio de huevo en el caso hipotético de la Tabla VII: Si no hubiera mortalidad en los huevos, 1000 individuos entrarían en el estadio larval para ser afectados por una mortalidad del 40% y dejar un total de 600 sobrevivientes que alcanzarían el estadio de pupa; en éste un 90% de mortalidad dejaría 60 sobrevivientes, es decir, 30 más de los que hubieran habido, de haber ocurrido la mortalidad en el estadio de huevo; de esta manera la estimación de la mortalidad indispensable se convierte en:

$$30/1000 \times 100 = 3\%$$

Cuando se conoce que las mortalidades subsecuentes están relacionadas con la densidad, entonces se puede utilizar el componente indis-

pensable de un factor de mortalidad para evaluar su importancia en programas de control. Si la relación densodependiente de los factores de mortalidad subsecuentes puede llegar a conocerse, puede calcularse una mortalidad indispensable, corregida y más realista.

Factores de mortalidad que actúan al mismo tiempo también afectarán el componente indispensable de un factor de mortalidad dado. Morris (1965) muestra que la interacción de dos factores de mortalidad simultáneos en el tiempo se puede expresar por:

$$S = 1 - (m_1 + m_2) + v(m_1 m_2),$$

donde S es la proporción que sobrevive, $m_1 = M_1/N$, M_1 el número de individuos muertos por el factor 1 y N el número de individuos vivos al comienzo del intervalo de edades; de modo similar $m_2 = M_2/N$ y v es el coeficiente de interacción, que es un índice de vulnerabilidad. Si $v = 1$, los animales afectados por un factor serán tan vulnerables como los que no lo son; si $v < 1$ la vulnerabilidad a un factor decrece la vulnerabilidad a otro, y si $v > 1$, la vulnerabilidad a un factor aumenta la vulnerabilidad a otro.

Razón Mortalidad-Sobrevivencia

Según Southwood (1966), la razón mortalidad-sobrevivencia es una medida introducida por Bess (1945) que representa el aumento que hubiera ocurrido en una población si el factor de mortalidad en cuestión no hubiera existido. En otras palabras, si la población final se multiplica por esta razón, entonces el valor resultante representa, en número de individuos, la mortalidad indispensable debida a dicho factor.

Respuesta del Enemigo Natural a la Densidad de la Presa

La respuesta de un depredador (o un parásito) a variaciones en la densidad de su presa (u hospedador) en diferentes partes del hábitat se puede investigar determinando la regresión de la mortalidad aparente (como un porcentaje) en diferentes áreas del hábitat respecto de la densidad de la presa en las mismas áreas. No se desarrollará aquí esta idea, pero los interesados pueden consultar a Solomon (1949), Holling (1959) y Hassell (1966).

COMPARACIÓN DE LOS FACTORES DE MORTALIDAD ENTRE GENERACIONES

Aun en un mismo lugar, de un año a otro, de una estación a otra, ocurren muchos cambios que afectan la mortalidad. Algunos son de índole climática y otros responden al tamaño de la población que se estudia (en especial los procesos densodependientes y su relación con enemigos naturales). Por ello es importante el análisis de Tablas de Vida en sucesivas generaciones, ya que de esta manera se puede poner de manifiesto el papel que juegan las distintas fuentes de mortalidad en determinar la tendencia a largo plazo del tamaño de una población. A continuación se describirán tres de los métodos más utilizados para alcanzar dicho objetivo.

ANÁLISIS DE SOBREVIVENCIA

Como se dijo anteriormente, una de las razones para elaborar Tablas de Vida que tienen los ecólogos que estudian la dinámica de poblaciones animales es su valor para dilucidar las causas de las variaciones del número de animales con el correr del tiempo. En este sentido, Balch y Bird (1944) propusieron un índice de tendencia poblacional (I) basado en la sobrevivencia de los diferentes estadios o clases de edad de una población en relación con las diferentes causas de mortalidad. Dicho índice se definió originalmente por la formula:

$$I = \frac{P_{n+1}}{P_n},$$

donde P = población total de un estadio en particular y n una generación dada. Es, desde luego, de gran importancia la selección del estadio de desarrollo o clase de edades que se utiliza para calcular este índice; Watt (1961) recomienda el estadio adulto, pero Morris (1963) destaca que el estadio de huevo, debido a su mayor uniformidad, es preferible al del adulto. La preferencia de Morris se basa en que si el mismo número de hembras sobrevive hasta la fase adulta en dos generaciones, pero ciertas condiciones ambientales en una generación hubiera llevado a una población adulta con sólo la mitad de la fecundidad normal, esto debería estar incorporado en el índice de tendencia poblacional, lo cual solamente puede lograrse cuando el estadio de desarrollo o las clases de edad utilizadas se toman de huevo a huevo (en el caso de los insectos). Siguiendo también con el argumento de Morris (1963), el índice de tendencia poblacional de huevo a huevo en el caso de los insectos tiene la siguiente expresión:

$$I = \frac{P_{Hn+1}}{P_{Hn}} = S_h \times S_1 \times S_p \times S_A \times p_{♀} \times p_f \pm \frac{P_{MH}}{P_{Hn}},$$

donde S_h es la sobrevivencia de los huevos; S_1 la sobrevivencia de las larvas; S_p la sobrevivencia de las pupas; S_A la sobrevivencia de los adultos hasta e incluso el período de oviposición; $p_{♀}$ la proporción de los adultos hembra, p_f la proporción de la fecundidad máxima promedio que se puede obtener por la población de hembras debido a su calidad (por ejemplo, fecundidad indicada por tamaños); P_{Mn} la población de huevos perdidos o agregados a la población como resultado de la migración durante la generación n, y por fin P_{Hn} la población de huevos en la generación n.

ANÁLISIS DEL FACTOR CLAVE DE MORRIS

En un trabajo ya reputado clásico sobre la dinámica de las poblaciones animales, Morris (1959) propuso la idea de que, aunque muchas causas contribuyen a la mortalidad de una población, las principales variaciones en la densidad de las poblaciones sólo se deben a unos pocos factores; de esta manera, la medida del efecto de tales factores puede proveer la *clave* para predecir el monto de la población en la próxima generación, y por eso se denominaron "factores claves".

El concepto del factor clave ha sido adoptado por muchos ecólogos (Southwood, 1966) y al parecer es muy frecuente que sólo un factor sea

el causante de la mayor parte de las variaciones de un índice particular de tendencia poblacional (Varley y Gradwell, 1960; Watt 1963); por eso este factor ha sido comúnmente denominado como *el factor clave*. Debe destacarse que éste es un factor con fines de predicción, es decir, es el causante de las principales variaciones del tamaño de la población y *no es el principal factor regulador de la población*. Se verá más adelante, en el capítulo sobre regulación poblacional, que en general los factores de esta regulación son normalmente factores densodependientes, y hay razones teóricas para suponer que el mismo factor no puede ser al mismo tiempo factor clave y factor regulador. De acuerdo con Southwood (1966), este método tiene el gran mérito de que no sólo permite identificar el o los factores clave en la dinámica poblacional de una especie animal, sino también el grado de regulación densodependiente y de los factores de que depende dicha regulación, así como otros parámetros importantes.

Lo fundamental del método de Morris es un análisis de regresión lineal simple que implica la determinación de la influencia del tamaño de la población en la generación previa y de los varios factores densodependientes. Una vez que se lleva a cabo la regresión, el factor clave (o los factores clave) se reconocen como aquellos a los cuales se pueden atribuir la mayoría de las desviaciones de la línea de regresión del tamaño poblacional sobre los sobrevivientes de la población anterior.

MÉTODO DE VARLEY Y GRADWELL

Tanto el método del factor clave propuesto por Morris como el análisis de sobrevivencia en que se utiliza el índice de tendencia poblacional son métodos que al mismo tiempo que demandan una cantidad apreciable de información, necesitan una metodología de cálculo y análisis de cierta complejidad. El método propuesto por Varley y Gradwell (1960) y por Varley (1963), si bien también necesitan datos que sólo se pueden obtener por una serie de Tablas de Vida sucesivas, es decir, obtenidas a lo largo de más de una generación, se basa en un método de correlación gráfica que simplifica el análisis.

El método consiste fundamentalmente en convertir el número de individuos vivos en cada una de las clases de edad o estadios de desarrollo a logaritmos. A continuación se evalúan los factores "k" de cada uno de los estadios reconocidos, lo cual se logra simplemente evaluando la diferencia entre los logaritmos del número de individuos entre dos estadios de desarrollo sucesivos. La mortalidad generacional total se obtiene restando el logaritmo de la población de los adultos que entran al estado reproductor del logaritmo de la natalidad potencial máxima de la generación previa, refiriéndose este valor como K, el cual debe coincidir con la suma de las mortalidades específicas por estadios calculados previamente, es decir:

$$K = k_0 + k_1 + k_2 + \ldots + k_i .$$

Para identificar el factor clave se lleva a cabo una correlación visual, representando gráficamente K y cada uno de los factores clave correspondientes a cada estadio de desarrollo (k_0 a k_i) en función de cada generación, y puede observarse fácilmente cuál es el k que más se correlaciona con el K.

5

REPRODUCCIÓN

La reproducción, en su sentido más amplio, implica la aparición de nuevos individuos en la población, resultado de una producción de la misma y no por inmigración. El proceso de reproducción suele ser, en general, un proceso discreto, es decir, discontinuo en el tiempo. En efecto, la mayor parte de la producción de la progenie en una población suele limitarse a un intervalo, generalmente corto, del período de vida de los animales. Desde luego, encontramos en el mundo animal diferencias bastante amplias en el intervalo de reproducción. Así, por ejemplo, se destaca el caso de los termites, cuyas reinas pueden poner huevos minuto a minuto, día a día, durante toda su vida, por muchísimos años; es el caso que más se acerca a la reproducción continua. En el extremo opuesto se encuentran las chicharras, que pueden pasar 13 ó 17 años en la fase de larva y concentrar todo su período reproductor en unas pocas semanas.

Aun reconociendo el carácter discontinuo del proceso reproductivo, se puede observar que, en la mayor parte de los grupos de animales, la intensidad, duración, modalidad y oportunidad de dicho proceso suelen ser sumamente variables, incluso en una misma especie. En este capítulo se tratará de los principales factores que parecen afectar el proceso reproductor. A diferencia del análisis hecho en el capítulo anterior sobre el proceso de mortalidad, el de la reproducción es muy característico en los diferentes grupos animales; en efecto, mientras que la mortalidad, como se ha visto, responde a un número de factores extrínsecos al animal mismo (dado que rara vez puede manifestar su potencial de sobrevivencia o longevidad máxima), el proceso de reproducción, si bien está sujeto también a una serie de variables extrínsecas, presenta modalidades íntimamente ligadas a las características de las especies, su ciclo de vida, su comportamiento y, en general, factores muy de cerca relacionados con su biótopo. Por ello, después de discutir algunos de los conceptos fundamentales de carácter general que se pueden presentar en relación con el proceso de reproducción, se examinará por separado este proceso en los principales taxa animales.

MEDIDAS DE LA REPRODUCCIÓN

Una de las medidas de reproducción más simples es el tamaño de la camada de los animales, la cual puede variar, desde el extremo más bajo, en animales herbívoros, como los elefantes, entre los cuales se desconocen los gemelos, hasta peces, como el salmón, en el cual decenas de miles de huevos se producen en cada desove, o el caso de la ostra en que cada hembra puede liberar en el agua varios millones de huevos en el momento del desove. Sin embargo, el criterio del tamaño de la camada no resuelve totalmente los problemas de evaluar cuantitativamente el proceso de reproducción. En efecto, una

de las principales dificultades con que se encuentra el ecólogo de poblaciones al iniciar un estudio de reproducción es la dificultad de medir adecuadamente el valor de una "camada". A menudo, por ejemplo, en el caso de aves o mamíferos, es posible determinar las tasas de producción de huevos o embriones; sin embargo, inmediatamente después del nacimiento, la mortalidad suele ser por lo general elevada y con frecuencia casi imposible de medirla directamente; esto obliga a veces a comenzar los cálculos en una etapa de la vida más adelantada para tener datos satisfactorios.

Este tipo de problemas es el que indujo a los que se ocupan de ecología de poblaciones de diferentes grupos de animales a utilizar términos y conceptos relativamente distintos entre sí. Así, por ejemplo, entre los ecólogos de poblaciones de insectos es muy frecuente encontrar los términos fecundidad y fertilidad, mientras que entre los ecólogos de poblaciones de vertebrados, en especial de poblaciones de peces y del manejo de fauna silvestre, se emplean términos como reclutamiento, productividad y tasas de natalidad. Aclararemos algunos de estos términos antes de pasar al examen del proceso en los diferentes grupos animales.

1. Natalidad

En su sentido más amplio, la natalidad se puede entender como la producción de nuevos individuos en una población. Se sobreentiende que los nuevos individuos tienen que estar *vivos*, de manera que, por ejemplo, en el caso de los insectos u otros animales que depositan huevos, en el sentido estricto de la palabra, natalidad implica el número de huevos vivos que han sido depositados por la población. Es común encontrar en la literatura el término tasa o índice de nacimientos como un sinónimo de natalidad.

2. Fecundidad

La fecundidad es una medida de la capacidad de reproducción de los individuos, a diferencia de la natalidad que se refiere a una población; por ejemplo, en el caso de los insectos significará el número total de huevos que pone una hembra durante su vida. Es frecuente diferenciar la fecundidad total potencial de la fecundidad total real. La primera, si bien muy difícil de estimar, suele determinarse, por lo menos en el caso de los insectos, contando el número de óvulos en los ovarios.

3. Fertilidad

Por fertilidad se entiende el número de huevos (en el caso de insectos, aves, anfibios, y en general, los animales que se reproducen de dicha manera) o el número de individuos en la camada, que sobreviven en el proceso de reproducción de una hembra o una pareja; en otras palabras, el concepto de fertilidad es análogo al de natalidad, sólo que el primero se refiere a los individuos y el segundo a la población.

4. Tasas Brutas de Nacimiento

Las tasas brutas de nacimiento son una manera de expresar la fecundidad real, es decir, la fecundidad potencial afectada por las

restricciones y condiciones específicas que atañen a una población en un momento dado. Se define, como se hizo con la fecundidad misma, como el número de animales (huevo o individuos recién nacidos) producidos por individuo en la población (individuo hembra o pareja) de alguna "clase". Al igual que hemos diferenciado en la mortalidad, según podamos categorizar la "clase" de los individuos sobre las cuales se evalúa la tasa bruta de nacimientos, podremos diferenciar una tasa bruta de nacimiento, una tasa de nacimiento específica por sexos, una tasa de nacimiento específica por edades, etc.

5. Reclutamiento

Es éste un concepto utilizado sobre todo por los biólogos pesqueros y los ecólogos de fauna silvestre, y se define como el número de individuos que ingresan en la población de una cierta "categoría" (suele ser un tamaño o una edad); desde luego, la evaluación cuantitativa del reclutamiento dependerá de la definición de tal categoría. Así, por ejemplo, en biología pesquera se utiliza a menudo el término "recluta" para evaluar los individuos que han alcanzado un cierto tamaño "capturable", dependiendo del método de captura utilizado. O también el ecólogo de fauna silvestre, suele identificar sus reclutas de acuerdo con un cierto tamaño de animal o edad del animal en función de su cornamenta, por ejemplo, en el caso de ciervos; en este último caso los reclutas en general tendrán la misma edad, lo cual no es siempre el caso del biólogo pesquero, puesto que, después de haber alcanzado un cierto tamaño, los peces pueden avanzar en su edad cronológica sin cambiar más de tamaño.

6. Productividad

El término productividad suele utilizarse como un sinónimo de natalidad o de tasa de nacimientos, aunque en general suele tener una connotación más amplia, ya que no sólo suele expresar el número de individuos, sino también, por ejemplo, biomasa; de todas maneras el concepto de productividad tiene el carácter de *tasa*, es decir, debe entenderse en función de una unidad de tiempo.

REPRODUCCIÓN EN INVERTEBRADOS

Los invertebrados constituyen el mayor número de especies de animales que existen sobre la Tierra. Por ello no debiera extrañar de encontrar en este grupo la mayor gama posible de modalidades y características reproductivas. Por otra parte, este grupo de especies se ha adaptado a las condiciones de vida más variadas del planeta. Hay especies marinas, dulceacuícolas, terrestres, que pueden habitar microclimas de características realmente rigurosas. Por ello son muchos los factores que pueden afectar el proceso de su reproducción. Se verá a continuación el efecto de tres factores fundamentales de tipo físico: la temperatura, la humedad relativa y el fotoperiodismo

1. Efecto de la Temperatura

Al ser los tisanópteros *Thrips imaginis* y *Heliothrips haemorrhoidalis* sometidos a una serie de temperaturas que variaban entre 10 y 30°C, se obtuvieron las siguientes regresiones lineales:

$$y = -3,151 + 0,3941\,x$$

$$y = -1,187 + 0,0947\,x,$$

para *Thrips imaginis* y *Heliothrips haemorrhoidalis*, respectivamente. Una extrapolación de las líneas de regresión en forma retrospectiva a la abscisa permite evaluar el umbral de temperatura correspondiente a la oviposición: para *T. imaginis* es aproximadamente de 8,5°C y para *H. haemorrhoidalis* aproximadamente de 12,5°C. Se han encontrado otros casos, como los ácaros *Tetranychus mcdanieli* y *Metaseiulus occidentalis* (Tanigoschi y colaboradores, 1975a, 1975b), en los cuales el efecto de la temperatura produce un marcado aumento de la fecundidad total (Tabla VIII). Se puede observar que la fecundidad total aumenta de manera progresiva y constante para ambas especies al aumentar la temperatura (con la excepción de la temperatura de 35°C, en que parece llegarse a los límites funcionales de las especies, ya que la fecundidad total comienza a disminuir). Por otra parte, la tasa de oviposición también acusa un ligero aumento en el mismo sentido que en los tisanópteros, pero, aunque de manera más regular en el caso de *M. occidentalis* que en el de *T. mcdanieli*. Finalmente, se puede ver que, como era de esperar, el período de oviposición se reduce en grado notable al aumentar la temperatura.

Tabla VIII. Influencia de la Temperatura en la Reproducción de *Tetranychus mcdanieli* (Acarina: Tetranychidae) y *Metaseiulus occidentalis* (Acarina: Phytoseiidae) en Condiciones de Laboratorio (16 h de Fotoperíodo y 40-65% HR para *T. mcdanieli* y 35-65% para *M. occidentalis*.) (Tomada de Tanigoshi y col., 1975 a, b.)

	Temperatura (°C)						
	18	21	24	27	29	32	35
M. occidentalis							
Fecundidad Total	21,9	28,1	29,6	33,1	28,2	33,4	27,8
Tasa de Oviposición (no. huevos/día)	1,2	1,8	2,1	2,5	2,4	2,9	2,9
Período de Oviposición (días)	17,6	16,0	13,9	13,4	11,5	11,4	9,5
T. mcdanieli							
Fecundidad Total	51,5	88,4	126,2	119,3	157,3	182,8	133,8
Tasa de Oviposición (no. huevos/día)	3,8	4,8	7,5	8,7	9,7	12,5	10,2
Período de Oviposición (días)	12,4	18,4	15,5	13,1	16,0	14,7	12,9

2. Efecto de la Humedad Relativa

Se ha observado que en la mayoría de los artrópodos se obtiene una disminución del potencial reproductor si se reduce la humedad relativa.

Si un artrópodo es sometido experimentalmente a una temperatura constante y a una variedad de humedades relativas, se observa que el proceso de reproducción, evaluado en función de la fecundidad, suele mostrar un óptimo bien marcado, por lo general a una humedad relativa intermedia o relativamente alta. En efecto, experimentos llevados a cabo con la langosta terrestre del género *Locusta* demostraron que la fecundidad máxima se obtiene a una humedad relativa del 70%. El lepidóptero *Pannola flamea* no sólo produjo mucho menos huevos en una atmósfera saturada que en otra que tenía el 90% de humedad relativa, sino que además en el aire saturado sólo un 20% de las hembras lograron copular (Zwolfer, 1931). Hay excepciones a la regla de un óptimo bien claro de la fecundidad en relación con la humedad relativa; por ejemplo, en el caso del gorgojo *Calandra oryzae* no se observó ningún máximo en la fecundidad, sino que se obtuvo un continuo aumento de la fecundidad con el incremento de la humedad relativa (Birch, 1945). También en el grupo de los tisanópteros se ha visto que la humedad afecta de una manera muy directa a la fecundidad; en efecto, las hembras de *Haplothrips subtilissimus* criadas en una atmósfera prácticamente saturada depositaban en promedio 129 huevos por hembra, en tanto que otras criadas en una atmósfera mucho más seca ponían una cantidad de huevos muy inferior.

3. Efecto de la Luz

Desde los primeros estudios de ecología de poblaciones animales se ha reconocido la importancia de la luz como factor ecológico. A diferencia de los otros dos factores ecológicos de gran importancia, como son la temperatura y la humedad relativa, no suele considerarse el factor luz como un factor que actúe en forma de gradiente y mucho menos un factor que alcance valores extremos que puedan considerarse letales. En efecto, la mayor parte de los animales suelen desarrollarse adecuadamente ya sea en oscuridad completa o bajo una luz constante; tampoco se ha encontrado al parecer que aun la intensidad de luz más fuerte que se pueda encontrar naturalmente pueda tener un carácter letal.

La gran importancia del factor luz se atribuye sobre todo a su carácter de detonante del comportamiento y la fisiología; es decir, que desencadena una serie de mecanismos que regulan los ciclos de vida y las actividades de diverso tipo de los animales, sincronizándolos con las estaciones. El carácter de detonante o gatillo que tiene la luz para los animales logra la finalidad de adecuar su actividad (alimenticia, reproductora, de dispersión) a la disponibilidad de recursos de su medio y al efecto de los factores físicos. Es decir, la luz actuaría como una indicadora de circunstancias que, por otras razones, pueden considerarse favorables o desfavorables.

Si bien es cierto que en algunos casos el estímulo puede estar provisto por el gradiente de iluminación en sí mismo, lo más usual es que el carácter detonante del factor luz lo provea el ritmo diurno de iluminación; en otras palabras, las proporciones relativas de luz y oscuridad (es decir, el fotoperíodo) están más asociadas que la intensidad o la calidad de luz, a los ritmos del ambiente (temperatura, humedad, alimento, otros animales). Muchas veces las respuestas al fotoperíodo

pueden ser realmente sutiles, pero en general son del tipo que permite "poner en fase" el ciclo de vida y sus actividades con las estaciones (Andrewartha y Birch, 1954).

Un ejemplo clásico de la importancia de la fotoperiodicidad lunar en el período de reproducción lo constituye el poliqueto *Leodice fucata*, que es una especie del Atlántico que se reproduce una vez al año en julio. El ritmo de maduración reproductiva de estos poliquetos está sincronizado con tal precisión que enjambres de millones de individuos, sexualmente maduros, se congregan en la superficie en tan sólo un par de días. De esta manera liberan sus óvulos y espermatozoides en forma casi simultánea en la superficie del océano, asegurando de esta manera la fertilización.

Este fenómeno de un comportamiento reproductor inducido por fotoperiodicidad lunar o solar, desde luego no se limita a los invertebrados acuáticos o marinos. También existen entre los invertebrados terrestres muchos casos en donde estos procesos de sincronización del comportamiento que aumentan la eficiencia del esfuerzo reproductor se manifiestan durante diversas fases del ciclo de vida. En muchos de los invertebrados terrestres este efecto se da, al igual que en algunos invertebrados marinos, a través de una modificación del comportamiento en los períodos de reproducción.

Un aspecto novedoso de la influencia de la luz a través del fotoperíodo sobre las actividades reproductoras de los animales, en el caso de los insectos, surgió recientemente como resultado de las investigaciones llevadas a cabo sobre el ritmo de la excitabilidad sexual en lepidópteros a través de las feromonas sexuales. En el noctuido de la col *(Trichoplusia ni)* se ha podido demostrar que el ritmo de la respuesta del macho está determinado por el fotoperíodo, con una respuesta máxima en la parte temprana de la escotofase; la receptividad de las hembras de *T. ni* resultó que también es rítmica, con su mayor receptividad sexual hacia la parte media de la escotofase. Ambos ritmos resultaron ser endógenos y determinados por el fotoperíodo ambiental.

Efectos de la Alimentación sobre la Reproducción

Sería superfluo recalcar la importancia de la alimentación de los animales sobre los dos procesos básicos de su dinámica poblacional: mortalidad y reproducción. Su efecto sobre la reproducción suele ejercerse mediante el factor nutrición o dieta; en otras palabras, como es bien sabido, incluso entre los humanos, no es cuestión de "llenarse la barriga". Esto es válido también para los insectos; por ejemplo, *Thrips imaginis* prácticamente no deposita huevos cuando ha sido alimentada con una dieta deficiente en proteínas; deposita un promedio de 20 huevos por hembra cuando su alimento contiene estambres de la flor de *Antirrhinum* tras haber suprimido las anteras, pero su fecundidad se eleva a un promedio de 209 huevos por hembra cuando a esta dieta se le ha añadido polen. A menudo, como es el caso de otros tisanópteros, la importancia de la composición de la dieta no afecta en grado decisivo a la fecundidad, sino a la fertilidad de los huevos. Tal es el caso de *Haplothrips leucanthemi*, cuyas hembras aun

cuando se críen con una dieta deficiente en polen, pueden producir huevos fértiles.

Un excelente ejemplo de la dependencia directa de la fecundidad de los insectos de su alimentación lo representan los insectos hematófagos. Éste es el caso de *Rhodnius prolixus*, cuyas hembras, tras recibir una única alimentación (ingesta sanguínea durante una hora con sangre de gallina) producen una cierta cantidad de huevos por semana que llega a un máximo a la segunda semana después de la alimentación, y luego declina progresiva y sostenidamente hasta cesar casi la fecundidad después de la cuarta semana de alimentación (Arends, 1954) (Tabla IX).

Tabla IX. Oviposición en *Rhodnius prolixus* (m_x = No. Promedio de Huevos Puestos por Hembra de Edad x por Semana) Después de Una Sola Alimentación (Promedio de Dos Réplicas de 21 Hembras c/u) (Tomada de Arends, 1974).

Tiempo	m_x	DE^1	EE^2	CV^3
1	9,238	0,942	0,666	10,205
2	29,023	1,582	1,119	5,452
3	9,000	1,683	1,190	18,706
4	2,500	0,707	0,500	28,284
5	0,462	0,261	0,184	56,468
6	0,212	0,171	0,121	80,812
7	0,125	0,176	0,125	141,421

1 desviación estándar.
2 error estándar.
3 coeficiente de variación (%).

Importancia de la Edad en la Reproducción

Es innegable la importancia que tiene la edad del individuo en su capacidad reproductora; es bien sabido por cada uno de los lectores que hay en función de la edad, períodos prerreproductores, luego períodos de reproducción que pueden tener variable capacidad de reproducción, y por fin suelen haber períodos posrreproductores. Un ejemplo de ello se ha presentado en la Tabla I al discutir la construcción de Tablas de Vida. Hemos visto allí que en el áfido *Aphis fabae* hay primero unos días en que no ocurre reproducción y luego comienza una reproducción que declina rápidamente con el envejecimiento de las hembras.

Es muy difícil sostener que haya algún patrón claro o característico de esfuerzo reproductor en función de la edad. En la figura 9 se encuentra un resumen elaborado por Laughlin (1965) en que se presentan las curvas de esfuerzo reproductivo por unidad de tiempo (o edad) de diez especies animales, la mayor parte de ellas de invertebrados. Lo interesante de dicho gráfico comparativo es que todas las curvas han sido convertidas a la misma escala de tiempo utilizando como unidades 0, 1 de generación. Puede observarse que, si bien hay una apreciable variabilidad en relación con el esfuerzo reproductor en función de la edad, suele ser muy común la existencia de una moda destacada, es decir, el

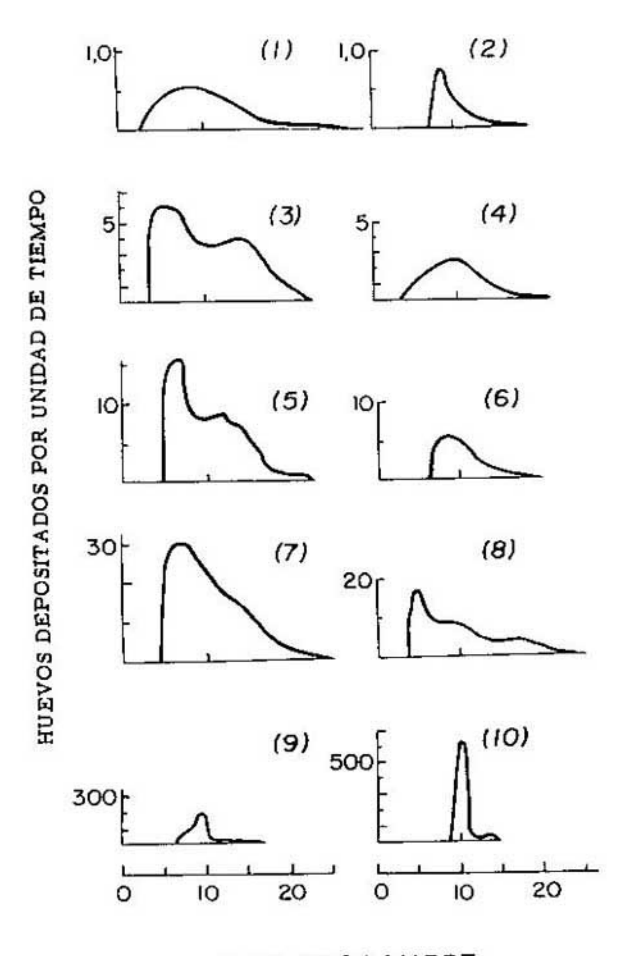


Fig. 9. Curvas de fecundidad específica por edades en diferentes especies; (1) *Microtus agrestis*; (2) *Niptus hololeucus*; (3) *Mezium affinis*; (4) *Daphnia pulex*; (5) *Calandra oryzae*; (6) *Pediculus humanus*; (7) *Tribolium castaneum*; (8) *Ptinus tectus*; (9) *Physa gyrina* (Scio); (10) *P. gyrina* (Argo). Todas las curvas tienen la misma escala en función de la edad de la madre, expresada en unidades de 0,1 de generación. (Tomada de Laughlin, R., *J. Anim. Ecol.*, **34**, 77-91, 1965. Cortesía de Blackwell Scientific Publications Ltd.)

que haya una edad en la cual el esfuerzo reproductor es máximo; lo usual es que dicho esfuerzo reproductor alcance el valor máximo en las edades más tempranas del período de madurez reproductiva, aunque en ciertas ocasiones puede presentarse ligeramente rezagado.

La Reproducción en Insectos Sociales

Entre los invertebrados, el grupo de los insectos sociales tiene particularidades de reproducción muy especiales debido a su forma de vida en colonias. En efecto, aquí no se trata ya solamente de analizar el problema de la reproducción de una población como un conjunto de individuos, sino también de la reproducción de la colonia en sí, como una unidad. Las colonias pueden reproducirse de dos formas distintas, en cierto modo análogas a la reproducción sexual y a la asexual de ciertos individuos: la colonia puede emitir elementos sexuales que se aparean e inician colonias nuevas por su cuenta; o pueden crecer y escindirse en fragmentos que reinician en forma independiente cada uno su vida colonial (Brian, 1965).

En la reproducción de las colonias del primer tipo es evidente que la probabilidad de encontrar los sitios para establecer la nueva colonia se acrecienta al proveerse del máximo de formas sexuales posibles, cada una de ellas equipada con el mejor mecanismo de guía posible. Cuando las poblaciones son densas es muy probable que varias reinas se encuentren durante el proceso de búsqueda del lugar para establecer la nueva colonia. En este caso puede ocurrir que se asocien en plano de igualdad, o establezcan algún tipo de jerarquía, o incluso lleguen a enfrentarse y se dispersen. En algunas ocasiones cuando las nuevas reinas no consiguen encontrar sus propios sitios para formar la nueva colonia, puede ocurrir que ayuden a otra que ya lo ha encontrado a fundar una nueva, en particular si son reinas genéticamente emparentadas, como parece indicar ciertos hallazgos en ese sentido. Al parecer esto favorecería la evolución de un comportamiento altruísta y por lo tanto tendería a una mayor diferenciación en castas y a una organización más compleja. En ciertos casos, cuando la colonia comienza a reproducirse, se observa un cambio brusco en la producción de la misma: el número de obreras que se produce se sacrifican para ser reemplazadas por una producción masiva de reinas y machos, como ocurre hacia el final del verano en la avispa *Vespa orientalis* (Fig. 10), en la cual la historia de la colonia muestra como resultado final su declinación rápida y definitiva como un todo (Wilson, 1971).

La reproducción de las colonias de insectos sociales por el método de partición o fisión plantea problemas de varios tipos de continuidad, según se trate de colonias pleometróticas (colonias cuyas obreras son difíciles de diferenciar, a menudo poco numerosas, y que tienen gran cantidad de hembras fecundadas) o de colonias haplometróticas (dominadas por una hembra fecundada única o reina, y con castas de obreras bien diferenciadas). En efecto, en las colonias pleometróticas el proceso de fisión no produce mayores dificultades porque la colonia tiene normalmente una serie de hembras fecundas o reinas que deben separarse acompañadas de un grupo de adultos y de insectos en estadios juveniles que son una fracción de los ya existentes; así, por ejemplo, en la especie de hormiga pleometrótica *Formica polyctena*, varios miles de obreras y aproximadamente cien reinas pueden iniciar nuevas colonias. En otros casos, como el de la hormiga del género *Oecophylla*, grupos de obreras que llegan a varios centenares o miles (por lo menos seiscientas son necesarias) se ubican en nuevos lugares para formar colonias (por ejemplo, en troncos huecos de árboles) y allí

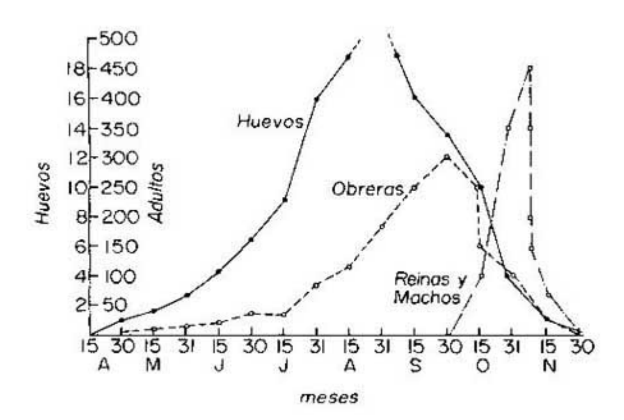


Fig. 10. Forma explosiva del ciclo de vida de una colonia ilustrada por la avispa *Vespa orientalis*, en la cual la producción de obreras es sacrificada a favor de la producción masiva de machos y reinas hacia el final del verano. El resultado es una declinación rápida y definitiva de la colonia como un todo. (Tomada de Wilson, E.O., The Insect Societies, 1971. Cortesía de The Belknap Press of Harvard University Press.)

ofrecen albergue a reinas después de su vuelo nupcial, con lo cual se inician las nuevas colonias.

Por el contrario, las colonias haplometróticas suelen tener dificultades para reproducirse por fisión; la nueva reina debe comenzar su existencia como tal en la antigua colonia antes de asumir un papel independiente, lo cual generalmente sólo puede ocurrir enfrentándose con la hostilidad de la antigua reina. En algunos casos, como las abejas del género *Apis*, es la antigua reina la que abandona la colonia, y lo mismo ocurre entre las especies de los géneros *Dorylus* y *Eciton*. Lo interesante de todos estos géneros de especies migratorias es que la reproducción por fisión se asemeja en realidad más a una migración parcial, en la que el residuo que queda todavía mantiene las características de colonia viable.

ASPECTOS DEL PROCESO REPRODUCTIVO EN VERTEBRADOS

La reproducción en la mayor parte del grupo de los vertebrados tiene características particulares que lo diferencian de los invertebrados, sobre todo debido a que: 1) su tamaño en general es mayor que en los invertebrados, 2) el desarrollo cerebral ha permitido la evolución de un comportamiento mucho más elaborado, y 3) en los grupos de aves y mamíferos la homeotermia los ha independizado en gran medida de los factores climáticos. Se verán a continuación algunas de las características de la reproducción peculiares de los principales grupos de vertebrados.

Reproducción en Peces

La reproducción en los peces posee una serie de características que son propias de los animales acuáticos; en la mayoría de ellos, en

contraste con los animales terrestres, la fertilización de los huevos ocurre fuera del cuerpo, y por lo tanto el esperma y los huevos permanecen en el agua por cierto tiempo. El número de huevos liberados durante el desove varía considerablemente en varias especies de peces, desde unos pocos huevos de gran tamaño (como ocurre en muchos tiburones), hasta unos 3 mil millones de huevos (como es el caso del pez luna, *Mola mola*). En general se puede afirmar que la fecundidad de los peces es muy superior a la de otros vertebrados terrestres, y dentro del grupo, las especies más fecundas son aquellas cuyos huevos son pelágicos flotantes; le siguen en orden de producción aquellos que depositan sus huevos sobre las plantas. Por otra parte se puede decir que, en general, los peces marinos tienen una fecundidad ligeramente superior a la de los peces de agua dulce o a la de los peces de tipo migratorio.

Uno de los factores que más influye en la variabilidad de la fecundidad observada en los peces está relacionado con el tamaño de los individuos. Al igual como hemos visto que ocurre con muchos invertebrados, en la mayor parte de los peces el número de huevos al comienzo aumenta gradualmente con la edad, y luego, a medida que los individuos se aproximan a la vejez, suele declinar; sin embargo, en las poblaciones de peces, en particular los de valor comercial, es muy poco frecuente que los individuos lleguen a alcanzar la máxima edad dentro del proceso senil, dado que en general son presa de los depredadores o capturados por el hombre. En la Tabla X puede verse la importancia de los cambios de la fecundidad de acuerdo con la edad en varias especies de peces, a partir de la longitud como indicador.

Tabla X. Fecundidad (Miles de Huevos/Hembra) en Varias Especies de Peces en Relación con su Longitud (Entre Paréntesis, Clases de Longitud en Centímetros) (Tomada de Nikolsky, 1963).

Especie							
Esturión (*Acipenser stellatus*)		Salmón (*Salmo salar*)		Carpa (*Cyprinus carpio*)		Lucio (*Lucioperca lucioperca*)	
(100-110)	40	(50-60)	5,9	(35-40)	181	(30-40)	203
(110-120)	56	(60-70)	9,4	(40-45)	229	(40-50)	331
(120-130)	78	(70-80)	12,2	(45-50)	375	(50-60)	487
(130-140)	107	(80-90)	14,0	(50-55)	429	(60-70)	685
(140-150)	126	(90-100)	19,4	(55-60)	550	(70-80)	851
(150-160)	157			(60-65)	525		
(160-170)	179			(65-70)	525		
(170-180)	220						
(180-190)	254						
(190-200)	258						

Reproducción en Anfibios y Reptiles

Los anfibios y los reptiles constituyen el grupo de los vertebrados que iniciaron el alejamiento del agua, colonizando ambientes mucho

menos adecuados para la vida. Para lograrlo ambos grupos tuvieron que desarrollar estructuras especiales o métodos etológicos que les permitieran adaptarse a las nuevas condiciones. Entre ellas, desde luego, ha jugado un importante papel el desarrollo de estructuras y de comportamientos especiales respecto a la reproducción.

En los anfibios es donde se observa que la invasión del ambiente terrestre se ha realizado de una manera más incompleta, puesto que deben regresar cada año a los lugares con agua para reproducirse. Por ello es que en los anfibios las modificaciones en la reproducción son mucho menores que en los reptiles, en los cuales el avance hacia la independencia del agua se ha llevado mucho más adelante. A pesar de ello, se dan casos extraordinarios de adaptación a ambientes desérticos; por ejemplo, Bentley (1966) hizo una revisión de las adaptaciones de los anfibios a los ambientes desérticos y de un total de 12 características importantes comunes a las especies del desierto. Las siguientes cinco se refieren concretamente a las adaptaciones de índole reproductiva:

1. No hay una temporada de reproducción bien definida.

2. Usan cuerpos de agua temporarios para su reproducción.

3. El comportamiento reproductivo coincide con la estación de las lluvias.

4. Uso de la voz como atractivo sexual, con la formación rápida de grandes coros.

5. Desarrollo sumamente rápido de huevos y de larvas.

En los anfibios de la subclase Salientia (anuros) hay gran variedad en cuanto al número de huevos que se depositan, al tamaño de estos y al lapso de desarrollo (tanto de los huevos, como de la metamorfosis). En efecto, no sólo es el número de huevos sumamente variable (desde apenas un huevo en cada esfuerzo reproductor hasta varios miles), sino que también varía la forma de depositarlos (en un solo grupo numeroso o pequeño, o en varios grupos con un número muy variable de huevos), y el tamaño de los huevos puede fluctuar desde los muy pequeños (1 mm de diámetro aproximadamente) hasta los más grandes (de aproximadamente 5 mm).

La máxima dificultad de la colonización de la Tierra, o sea el problema de la reproducción lejos del agua, lo resolvieron los reptiles; esto les permitió reproducirse sin retornar al medio acuático, al revés de la mayor parte de los anfibios. La fertilización tiene lugar antes de la puesta de los huevos, y en todos los reptiles (con excepción de *Sphenodon*) el macho posee órganos copulativos derivados de la pared de la cloaca. Entre los reptiles ovíparos se observa que los huevos se depositan siempre en tierra, para lo cual adquirieron un soporte físico a la vez que una protección contra la desecación, así como una adecuada provisión de alimentos y medios especiales de intercambio gaseoso y de productos de desechos. Ésta es la función de la cáscara del huevo y de una serie de membranas especiales (amnios y alantoides); la aparición de estas estructuras se considera como uno de los recursos

que hicieron posible la colonización de la Tierra, y constituyeron un evento de importancia crítica en la historia evolutiva de los tetrápodos. En muchas lagartijas y víboras el huevo no se deposita en tierra sino que es retenido en el oviducto hasta que la progenie está lista o prácticamente lista para eclosionar del huevo (*Lacerta vivipera, Anguis fragilis, Vipera berus*). Este método de reproducción se denomina ovovivíparo, y en estos animales la cáscara del huevo está reducida a una delgada membrana o se perdió de manera definitiva (Young, 1962).

Main (1973) hizo el estudio comparativo de los reptiles de los desiertos australianos y llegó a las siguientes conclusiones sobre las estrategias reproductivas que les permitieron adaptarse a climas tan rigurosos:

1. Una alta capacidad reproductora, que permite a una población central sobrevivir al período de sequía, repoblar rápidamente el área primitiva de distribución, y ocupar todas aquellas áreas que en futuras sequías podrían constituir refugios a las mismas.

2. Aumento de su capacidad competitiva por medio de pequeñas camadas, pero bien atendidas o cuidadas, y adopción de un comportamiento muy especial para el reconocimiento y defensa de los territorios de reproducción.

3. Un aumento en la longevidad, lo que permite a los adultos aprovechar las ventajas metabólicas de un tamaño del cuerpo grande mientras se van reproduciendo sus crías durante un período de varios años; de esta manera se asegura por lo menos que algunas de las crías nazcan en las estaciones en que pueden sobrevivir y convertirse en nuevos reclutas de la población adulta.

Reproducción en Aves

El grupo de las aves abarca un conjunto de especies de gran interés para el estudio de ecología de poblaciones y lo mismo ocurre con el proceso de su reproducción. En efecto, son numerosos los estudios llevados a cabo sobre este proceso desde el punto de vista ecológico y han contribuido en medida importante a dilucidar muchos de los fenómenos de la selección natural y de la evolución y adaptación de las especies animales. En particular, por su comportamiento tan elaborado y por la existencia de mecanismos sutiles de control del esfuerzo reproductor, este grupo, lo mismo que el de los mamíferos, han brindado la ocasión de hacer grandes adelantos en el estudio de la estrategia reproductora. Veremos a continuación algunos de los principales aspectos ecológicos de la reproducción en las aves y los factores que más los afectan.

Edad de primera reproducción. En el próximo capítulo sobre parámetros poblacionales se verá la gran importancia que tiene la edad de primera reproducción en la dinámica de las poblaciones animales; sin embargo, podemos aprovechar la discusión de la reproducción en las aves para mencionar que, si bien esta edad depende en gran medida de limitaciones de tipo fisiológico, se ha demostrado que en algunas especies de aves también está sometida a restricciones de tipo ambiental. Por

ejemplo, se ha visto que en ciertas especies de aves las condiciones impuestas por la nidificación (por ejemplo, la provisión de lugares de nidificación y una disminución artificial del número de machos adultos) puede ser causa de que los machos inicien su período reproductor a una edad más temprana que la normal, e incluso, antes de poseer plumaje adulto, lo que prueba que este parámetro también está sujeto a restricciones de tipo ambiental. Hay también gran variabilidad en cuanto a la edad de la primera reproducción dentro de una misma especie por efecto de la variabilidad individual.

Tamaño de los huevos y tamaño de las nidadas. El tamaño de los huevos es un importante indicador del esfuerzo reproductor porque un mayor tamaño de huevo implica una mayor cantidad de material de los padres que es canalizado hacia la reproducción. Según los estudios de Lack (1968), el tamaño de los huevos puede variar en las diferentes especies de aves desde 2 hasta 27% del peso del cuerpo, y está por lo general en relación inversa con este último. El tamaño de los huevos de las aves también varía de una especie a otra y en general los factores que más lo afectan son las características del hábitat, la edad de los padres y también la secuencia de deposición de los huevos dentro de una misma nidada. Asimismo se ha observado que el tamaño de los huevos parece estar muy relacionado con el grado de desarrollo de los polluelos al momento de nacer.

Número de posturas y duración del período reproductor. El número de veces que una cierta ave se reproduce es el producto del número de posturas por estación reproductora por la duración del período de reproducción. Este último parámetro, el tiempo máximo de vida reproductora, es el que determina el potencial reproductor de la especie. La duración del período de reproducción de las aves está fundamentalmente determinada por la tasa de mortalidad de los adultos; su amplitud es muy grande, pues toma valores mínimos de una época reproductora en los paseriformes pequeños de climas templados hasta casi medio siglo en las aves marinas de mayor tamaño.

El número de posturas por año varía mucho según las especies: desde uno o menos de uno, hasta cuatro o cinco; se ha observado que la mayor parte de las aves que tienen más de una postura por año suelen ser las especies de paseriformes pequeños. Está en duda si las especies de aves tropicales tienen o no tienen más posturas por año que las que anidan en las zonas templadas y árticas. De los varios factores que al parecer afectan el número de posturas por año, la disponibilidad de alimento se admite que es uno de los más importantes.

Tiempo de desarrollo de los huevos y cuidado maternal. En general la tasa de desarrollo de los polluelos se suele medir desde el momento de la eclosión del huevo hasta que son aptos para iniciar el vuelo. Se acepta que a una tasa de desarrollo corta corresponde una tasa de alimentación mayor, aunque esta última transcurra durante un lapso de tiempo menor que el de los polluelos de desarrollo más lento. En otras palabras, aparentemente la variable importante no es tanto la variación del esfuerzo reproductor total sino su distribución en el tiempo. Este

fenómeno de distribución parece estar íntimamente relacionado con la seguridad del nido, que, a su vez, se relaciona con la tasa de mortalidad de los polluelos.

Reproducción en Mamíferos y Marsupiales

Los mamíferos, al igual que las aves, han recibido mucha atención en términos de la ecología de su proceso de reproducción. Cabe decir que son tres las etapas fundamentales en que se puede dividir el ciclo reproductivo de los mamíferos: apareamiento, gestación y lactancia; cada una de ellas tiene un efecto específico en el metabolismo energético. En la época del apareamiento, en particular en los rumiantes, se puede observar un apreciable aumento en el gasto energético, por lo general acompañado de una reducción en la ingestión de alimentos y una marcada pérdida de peso (Moen, 1973). La hembra debe gastar una cantidad adicional de energía durante la gestación para la nutrición uterina, el crecimiento fetal y la demanda incrementada sobre los sistemas circulatorio, respiratorio y excretor y también para poder satisfacer las necesidades energéticas que las influencias endocrinas ejercen sobre su propio metabolismo. En general el aumento en la tasa metabólica es más bien pequeño durante los primeros dos tercios de la preñez y recién se incrementa en grado apreciable en el último tercio de dicho proceso, cuando el crecimiento fetal se acelera.

Efecto de la temporada de reproducción o de apareamiento. Los mamíferos, por su condición de homeotermos, se encuentran distribuidos en un intervalo muy amplio de latitudes y condiciones climáticas. En el proceso de reproducción de los mamíferos, el período desde el final de la preñez hasta la lactancia es el que representa para la madre y las crías la época de más riesgos, y en el que los efectos detrimentales de los factores ambientales externos pueden llegar a ser más intensos. Por ello es lógico suponer que los mamíferos tenderán a reproducirse en un período del año en que las condiciones ambientales sean óptimas para la sobrevivencia tanto de la madre como de las crías. Por ello se observa que el período de reproducción propiamente dicho, o sea del apareamiento y la cópula, suele ocurrir en los momentos del año en que estos riesgos son mínimos. En otras palabras, el proceso de sincronización y adecuación del apareamiento dependerá directamente del tiempo de gestación de cada especie. Según Sadleir (1969), se pueden clasificar las condiciones ambientales a que están sujetas las especies de mamíferos durante sus ciclos reproductores en las siguientes tres categorías:

1. Una estación óptima fija (generalmente primavera o verano en las regiones templadas).

2. Una temporada óptima impredecible (en ciertos tipos de desierto y de climas semiáridos), y

3. Una estación óptima continua (éste es el caso de las regiones tropicales, aunque un análisis detallado revela que hay factores estacionales, como la disponibilidad de alimento, que suele afectar en gran medida el proceso reproductor).

Entre los muchos factores que afectan a este período de apareamiento y reproducción, se mencionan a continuación aquellos que parecen tener una importancia directa, considerando entre ellos la luz, factores climáticos (incluso temperatura y nutrición) y factores sociales que afectan el comienzo y el fin de las temporadas de reproducción (Sadleir, 1969).

Efecto de la luz. El efecto de la luz sobre el período reproductor se produce en realidad de una manera muy similar al efecto que ésta tiene sobre la pubertad. Se ha discutido la importancia del factor fotoperiodicidad en los mamíferos tropicales, debido a que las diferencias de longitud del día y de la noche son menores en los trópicos; según Kellas (1955), si bien las variaciones del fotoperíodo son despreciables en el trópico, hay un cambio importante en la intensidad lumínica (tanto en las regiones de longitud de onda visible como en la ultravioleta) y que tiene en ciertas regiones de los trópicos dos máximos anuales. Es probable, según sugiere Kellas (1955), que las estaciones en la reproducción de los mamíferos tropicales estén relacionadas con estas variaciones en la intensidad de la luz.

Efecto de los ritmos intrínsecos. Desde las observaciones iniciales de Marshall (1937) sobre la forma en que se alteran las épocas de reproducción en los mamíferos transferidos desde uno al otro lado del Ecuador, el ritmo reproductor anual intrínseco ha sido objeto de numerosas polémicas y de estudios al respecto de muchas especies de mamíferos. En una revisión llevada a cabo por Amoroso y Marshall (1960) tanto de mamíferos como de aves, se enuncia una serie de hipótesis y de indicios tanto a favor como en contra de dicho ritmo intrínseco de reproducción. De dicho trabajo comparativo se deduce que la mayor parte de los investigadores en este campo propenden a desechar la existencia de ritmos intrínsecos de reproducción y a basarse en la necesidad de un estímulo (por lo general lumínico) sincronizador de las temporadas de reproducción.

Efectos de la temperatura. Es aceptado entre los ecólogos que no tiene mucho sentido evaluar el clima *per se*, por medio de algún factor aislado, dado que existe una interacción entre la mayor parte de los componentes del clima. A pesar de ello, se podría destacar la importancia del factor temperatura en la reproducción de los mamíferos. En general se acepta que la temperatura influye en el período de reproducción de gran cantidad de especies de mamíferos en las zonas templadas y sería el factor que ejerce el estímulo final en el inicio del período de reproducción, una vez que la señal fotoperiódica haya llevado a los individuos a su condición reproductora.

Efecto de la lluvia y de la nutrición. Se han hecho investigaciones en muchas especies de mamíferos para determinar una posible relación entre la precipitación y el período de reproducción; sin embargo, si bien esta relación parece existir, es posible que no se deba a un efecto directo sino a uno indirecto mediante modificaciones o alteraciones de las posibilidades nutritivas de los animales. En general, un año seco producirá deficiencias alimenticias en los mamíferos herbívoros y esto se reflejará en su capacidad reproductora. Por ejemplo, en po-

blaciones del conejo silvestre *Oryctolagus cuniculus* de Australia se observó que la adición a sus alimentos de granos verdes o de cebada alarga el período de reproducción (Stodart y Myers, 1966). En la Tabla XI se puede ver cómo se produce un alargamiento de la temporada de reproducción bajo las diferentes condiciones de alimentación de la población.

Tabla XI. Efecto de la Alimentación sobre la Duración del Período Reproductor en el Conejo Silvestre *Oryctolagus cuniculus* (Tomada de Stodart y Myers, 1966).

Alimento	Duración del Período de Reproducción (Días)
Pastizal solo (1962-1963).	106
Pastizal más suplemento de alimento verde (1962-1963).	139
Pastizal más grano de cebada en exceso (1962-1963).	138
Pastizal solo (1963-1964).	106
Pastizal más suplemento de alimento verde (1963-1964).	141
Sin pasto ni alimento verde, sólo cebada en exceso (1963-1964).	77

Efectos de factores ecológicos menores. También se han hecho muchos estudios de ecología reproductiva de los mamíferos a fin de relacionar la duración o comienzo del período reproductor con algún otro factor ecológico, en particular del ambiente físico. Entre los que se suele mencionar a este respecto figuran:

- la altitud,
- la migración,
- las fases de la luna, y
- los factores biológicos (interrupción de la temporada de reproducción, densidad de machos, lactancia).

Sin embargo, es muy difícil sostener la tesis de que estos factores, tanto ambientales como biológicos, influyan en el proceso de apareamiento y reproducción. Más bien hay que pensar que la mayoría de los hallazgos en que parece insinuarse una correlación entre estos factores pueden deberse a algunos de los factores ecológicos ya mencionados.

Factores que afectan la preñez. Como hemos mencionado en la introducción de las características generales de la reproducción en los vertebrados, existe un aumento considerable del costo energético durante la gestación de los mamíferos. Por esta razón la preñez es muy sensible a las alternativas alimenticias a que las hembras especialmente están expuestas durante aquélla.

Como un ejemplo, cabe citar la importancia de la alimentación durante la gestación del ciervo *Odocoileus hemionus* según el tipo de sucesión vegetal de su hábitat (Taber y Dasmann, 1957); el efecto de este factor sobre el número de cervatillos por hembra y el número de *corpora lutea* por hembra se han resumido en la Tabla XII.

Tabla XII. Efecto de las Condiciones de la Vegetación sobre la Gestación en el Ciervo *Odocoileus hemionus* (Tomada de Taber y Dasmann, 1957).

Vegetación	No. Promedio de Cervatillos por Hembra	No. Promedio de *corpora lutea* por Hembra
Chaparral. Pastos muy pobres y de la más baja calidad nutritiva.	0,77	0,82
Incendios tras una temporada de crecimiento. Brotes verdes.	1,32	1,40
Incendios después de tres temporadas de crecimiento. Nutrición reducida.	0,71	0,75
Arbustos cultivados para producir especies herbáceas; excelente alimento.	1,65	1,75

Desde luego la correlación entre precipitación y reproducción en los mamíferos es manifiesta, y no sólo por efecto de la alimentación, sino por tratarse de animales que, de una manera o de otra, dependen en medida importante de cuerpos de agua. Ese es el caso de muchos mamíferos herbívoros tropicales, como por ejemplo el hipopotamo *(Hippopotamus amphibius)*, estudiado por Laws y Clogh (1966) en Africa, en los cuales se observó que, aunque la reproducción de esta especie es continua, la incidencia de las concepciones variaba según la época, de manera que el número de los nacimientos resultó fuertemente correlacionado con la precipitación. De manera similar, en las sabanas venezolanas el chiguire *(Hydrochoerus hydrochaeris hydrochaeris)* tiene un período reproductor íntimamente sincronizado con las estaciones de lluvia; y aunque esta especie no tiene una época definida de celo (se reproduce durante todo el año) puede observarse una máxima actividad en las entradas de agua (Ojasti, 1973).

Efectos sobre el tamaño de la camada. El tamaño de la camada puede depender de muchos de los factores antes mencionados, pero se puede agregar aquí un factor que parece ser significativo en la mayor parte de los mamíferos: el orden de los partos. En el caso del mencionado chiguire de las sabanas venezolanas, Ojasti (1973) informa que, según el mes de captura (diciembre-marzo, abril-julio y agosto-noviembre), se obtuvieron como media del tamaño de camada 5,35 ± 0,30; 4,88 ± 0,34

y 4, 10 ± 0,34, respectivamente. Como el análisis de varianza mostrase que las diferencias entre las medias eran estadísticamente significativas, quedó como algo difícil de explicar porqué al mayor tamaño de la camada correspondió el período más desfavorable, en cuanto a humedad del hábitat, en el ciclo anual del chiguire. Es probable que esta inconsistencia encontrada por Ojasti en *Hydrochoerus hydrochaeris* se pueda explicar por un efecto del orden de los partos de las hembras durante la época de reproducción.

6

PARÁMETROS POBLACIONALES

Se ha visto que una expresión de la sobrevivencia de una cohorte en función de la edad produce una curva de sobrevivencia; también se ha mencionado que al representar la fecundidad de una población en función de la edad, se obtiene una curva de fecundidades. En este capítulo se verá que al combinar las funciones de sobrevivencia y fecundidad específicas por edades, llamadas también calendarios de sobrevivencia y fecundidad, se pueden calcular parámetros poblacionales que suelen ser de gran utilidad para tipificar y caracterizar una población animal. Cabe destacar que las columnas l_x y m_x que se utilizarán en la construcción de esos parámetros, se refieren exclusivamente al sector hembra de una población; es decir, la sobrevivencia debe reflejar exclusivamente la sobrevivencia de los individuos hembra, y la fecundidad debe ser la fecundidad afectada por la proporción de sexos en el momento del nacimiento, o de la postura de huevos, según sea el caso.

TASA NETA DE REPRODUCCIÓN

La tasa neta de reproducción, R_0, también llamada tasa de reemplazo, es el número promedio de progenie hembra capaz de ser producido por cada hembra de la población durante toda su vida. Para calcularla se toma la fracción de las hembras que viven hasta una edad dad (l_x), y se multiplica por el promedio de progenie hembra que producen a esa misma edad (m_x), y posteriormente se suman para todas las edades x, es decir, para toda la duración de vida de la cohorte. Esto se expresa

$$R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x.$$

Desde luego la suma del producto de $l_x m_x$ no debe hacerse necesariamente desde cero hasta infinito; aquellas edades de los individuos hembra en los cuales $m_x = 0$, es decir, en las edades prerreproductoras, los términos no contribuyen ningún valor. De igual manera, para las edades seniles o posrreproductoras, los valores m_x serán también iguales a 0, y no añaden nada a los términos de la sumatoria que da el valor de R_0.

En la Tabla XIII se ha utilizado el ejemplo de los calendarios de sobrevivencia y fecundidad del áfido *Aphis fabae*. En la cuarta columna se encuentra el producto $l_x m_x$, el cual tiene, al pie de la columna, la suma de los productos. El valor obtenido es 27,15 y representa la tasa neta de reproducción o tasa de reemplazo de *Aphis fabae*, lo cual indica que en esta especie cada hembra en la población es reemplazada por 27,15 hembras (en promedio) en el lapso de una generación.

Tabla XIII. Cálculos Intermedios para la Estimación de la Tasa de Reemplazo, la Tasa de Multiplicación y el Tiempo Generacional de *Aphis fabae* a Partir de los Datos de las Tablas I y II.

x	l_x	m_x	$l_x m_x$	$x l_x m_x$
0,5	1,000	0	0	0
1,5	1,000	0	0	0
2,5	0,990	13,4	13,27	33,18
3,5	0,830	11,9	9,88	34,58
4,5	0,510	4,6	2,35	10,58
5,5	0,360	4,6	1,66	9,13
6,5	0,000	0	0	0
Totales		34,50	27,15	87,46

De lo expuesto resulta evidente que cuando el valor R_0 sea exactamente igual a 1, la población se reemplaza a sí misma de manera precisa de generación en generación; por otra parte, cuando R_0 sea mayor que 1 la población estará en un estado de crecimiento, mientras que cuando R_0 sea menor que 1 la población decrece.

En la Tabla XIV a la cual se hará referencia repetidamente a lo largo de este capítulo, se exponen los valores de la tasa de reemplazo correspondientes a una variedad de especies, tanto de invertebrados como de vertebrados. En ella se puede observar que la tasa neta de reproducción oscila, para las especies seleccionadas, desde valores de 2,5 a 2,9 (para un mamífero y un insecto, respectivamente) hasta valores de varios centenares, como es el caso del microhimenóptero *Nasonia vitripennis*. En otras palabras, mientras en el caso del microhimenóptero cada una de las hembras puede ser reemplazada por otras 335 en el lapso de una generación, en la oveja común, la hembra apenas puede ser reemplazada por 2,5 hembras en el lapso de una generación.

TIEMPO GENERACIONAL

El tiempo generacional de una población, como su nombre indica, representa el tiempo promedio entre dos generaciones sucesivas. Por ejemplo, el tiempo generacional de una población de insectos puede considerarse como el intervalo comprendido entre la puesta de un huevo por una hembra de la población y la puesta de otro por la hembra procedente del primero. Sin embargo este método no es tan fácil como parece entre otras razones porque lo mismo en la zona tórrida que en las templadas y desérticas hay poblaciones de insectos cuya reproducción es continua dentro de los límites de la estación reproductora, lo cual dificulta el cómputo del lapso entre huevo madre y huevo hija. Para este tipo de situaciones se estima el tiempo generacional mediante la siguiente fórmula, con sus correspondientes valores para *Aphis fabae:*

Tabla XIV. Parámetros Poblacionales de Varias Especies de Vertebrados e Invertebrados.* Todas las Unidades de Tiempo Están Dadas en Días (Tomada de Rabinovich, 1974).

Especies	r	λ	μ	T	R_0
Triatoma infestans (Reduviidae)	0,01457	0,02257	0,00799	216,1	25,0
Rhodnius prolixus (Reduviidae)	0,02367	0,03218	0,00851	197,7	49,3
Phyllopertha horticola (Rutelidae)	0,00293	0,0061	0,00316	367,4	2,9
Lasioderma serricorne (Anobiidae)	0,07270	0,11911	0,04641	35,6	37,2
Daphnia pulex (Daphnidae)	0,33354	0,39511	0,06156	10,6	21,4
Nasonia vitripennis (Pteromalidae)	0,30071	0,38460	0,08389	20,7	334,9
Pediculus humanus (Pediculidae)	0,10737	0,12849	0,02111	34,6	30,9
Culex pipiens fatigans (Culicidae)	0,14535	0,49546	0,35011	41,8	77,5
Tribolium castaneum (Tenebrionidae)	0,101	0,154	0,053	55,6	275,0
Drosophila melanogaster (Drosophilidae)	0,37566	0,44476	0,06910	16,7	198,9
Rattus norvegicus (Muridae)	0,01560	0,02140	0,00580	261,1	58,6
Microtus agrestis (Cricetidae)	0,0125	0,0161	0,0036	141,8	5,9
Peromyscus maniculatus (Cricetidae)	0,0104	0,0130	0,0025	407,9	69,6
Synthesiomyia nudiseta (Muscidae)	0,08205	0,14214	0,06008	51,3	47,1
Ovis aries (Bovidae)	0,0000548	0,000849	0,000301	1862,6	2,5
Oncopeltus fasciatus (Lygaeidae)	0,04120	0,0793	0,03809	123,9	107,6
Oncopeltus unifasciatellus (Lygaeidae)	0,03353	0,06570	0,03217	143,7	67,4
Stagmatoptera biocellata (Mantidae)	0,00651	0,01814	0,01753	301,4	7,1

* Tasa de multiplicación (r), tasas instantáneas de nacimiento (λ) y muerte (μ), tiempo generacional (T), y tasa neta de reproducción (R_0).

$$T = \frac{\Sigma x l_x m_x}{\Sigma l_x m_x} = \frac{87,46}{27,15} = 3,22 \text{ días.}$$

El parámetro tiempo generacional, como una característica de una población de una especie de reproducción continua, se interpreta como aquella edad a la cual, si todo el esfuerzo reproductor estuviera concentrado en ella, la tasa de reemplazo sería la misma que con el esfuerzo reproductor repartido entre varias edades.

TASA INTRÍNSECA DE CRECIMIENTO NATURAL

La tasa neta de reproducción se definió como la capacidad de multiplicarse de una población en el lapso de una generación; si bien este parámetro es sumamente útil, también es de sumo interés para el ecólogo de poblaciones poder tipificar una población animal mediante una tasa de crecimiento poblacional de tipo instantáneo, es decir, del tipo de una tasa de interés. Es posible calcular dicha tasa instantánea, llamada *tasa intrínseca de crecimiento natural*, o simplemente *tasa de multiplicación*, a partir de las tablas de sobrevivencia y fecundidad específicas por edades.

La ecuación que permite calcular el valor de la tasa intrínseca de crecimiento natural (comúnmente denotada por r) es muy simple y se conoce por ecuación de Lotka (aunque derivada originalmente en el siglo XVIII por el matemático Euler), y tiene la siguiente expresión:

$$\sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x e^{-rx} = 1.$$

Quizá sorprenda que no exista una expresión que permita despejar r de una manera directa, es decir, no se tiene una expresión que dé una solución explícita. Sin embargo, como dentro de la sumatoria de la ecuación de Lotka toda la serie de términos l_x y m_x, así como las edades x son conocidas, es evidente que sólo podrá haber un único valor de r que satisfaga dicha sumatoria para obtener el valor 1. Es decir, se tiene una única incógnita que resolver.

Uno de los métodos más simples de resolver la ecuación de Lotka consiste en sustituir valores de r por simple prueba y error hasta que se encuentre aquel valor que hace que el lado izquierdo de la ecuación sea igual a la unidad. Desde luego esto es exageradamente laborioso y hay métodos mucho más sensatos de alcanzar el valor de r que satisfaga la ecuación de Lotka.

En la Tabla XIV se pueden observar los valores de la tasa intrínseca de crecimiento natural de una cantidad de especies seleccionadas, que han sido expresados todos en una unidad común de días. Puede observarse que los valores más bajos de esta tasa se encuentran entre los vertebrados de mayor tamaño, mientras que los valores más pequeños se encuentran entre los insectos de menor tamaño; se verá en el capítulo de estrategia poblacional la importancia que tiene esto en relación con la estrategia de colonización. También en la Tabla XV se

puede comparar con los valores de la tasa intrínseca de crecimiento natural calculados para varias especies de organismos unicelulares.

Tabla XV. Tasas de Multiplicación (r, Expresados en Días) en Algunos Organismos Unicelulares (Tomada de Margalef, 1974).

Especie	r	No. de Divisiones por Día
Bacterias		
Escherichia coli	60	86,4
Azotobacter chroococcum	3-14	4,3 -20,1
Algas		
Chlorella pyrenoidosa	0,48-2,7	0,69-2,88
Euglena gracilis	0,58-1,4	0,83-2,01
Chaetoceros socialis	0,6 -1,3	1-2
Skeletonema costatum	0,6 -1,2	1-2
Rhizosolenia alata	0,45-0,7	0,6 -1
Asterionella formosa	0,5 -1,7	0,5 -2,5
Syracosphaera carterae	0,69-0,8	1-1,2
Prorocentrum micans	0,3 -0,46	0,4 -0,66
Ceratium furca	0,12-0,25	0,2 -0,4
Ciliados		
Tetrahymena geleii	4,1	5,9
Leucophrys patula	2,57	3,7
Didinium nasutum	2,5	3,6
Paramecium caudatum	1,25-1,6	1,8 -2,3
Stentor coereleus	0,4 -1,4	0,6 -2,1
Oroleptus mobilis	0,69	1

Se ha discutido entre los ecólogos de poblaciones animales la interpretación del parámetro r. En su condición de tasa intrínseca de crecimiento natural, r es un parámetro genéticamente determinado, que refleja una capacidad *potencial* de multiplicación poblacional. Por supuesto que si las condiciones ambientales o de la propia población no permiten un crecimiento poblacional de acuerdo con la tasa máxima, entonces es evidente que la población no crecerá de acuerdo con esta tasa potencial; más bien aumentará de acuerdo con una tasa *real*, menor que la tasa potencial. Por estas razones también se puede estimar el valor de la tasa intrínseca de crecimiento natural de una población si se evalúa el tamaño de la población en sucesivos momentos cuando ésta está en condiciones de crecer en forma ilimitada, es decir, sin restricción alguna. Desde luego estas condiciones no son fáciles de alcan-

zar u obtener ya sea en condiciones naturales o de laboratorio, pero en ciertas ocasiones sí permite verificar el valor obtenido de la tasa intrínseca de crecimiento natural por los registros de sobrevivencia y fecundidad.

La forma de evaluar el parámetro r a partir del crecimiento bajo condiciones ilimitadas consiste simplemente en obtener varias estimaciones poblacionales en una población que esté creciendo sin restricciones, lo cual se suele ajustar a un crecimiento de tipo exponencial, expresado por $N_t = N_0 e^{rt}$, donde N_0 es el número inicial de individuos y N_t el número de individuos de la población después que ha transcurrido el lapso de tiempo de t unidades; r es el parámetro que se desea estimar. Una manera muy fácil de hallar r consiste en tomar logaritmos naturales de ambos miembros de la igualdad; esto es: $\ln N_t = \ln N_0 + rt$, lo cual, como se observa, tiene la forma de una recta, donde r hace el papel de la pendiente; así pues, conociendo el valor de N_0 y N_t se puede despejar el valor de r.

Desde luego, si r, la tasa intrínseca de crecimiento natural de una población, se expresa por una cierta capacidad de crecimiento poblacional, y R_0, la tasa neta de reproducción, también da una medida de capacidad de multiplicación, estos dos parámetros deben estar relacionados entre sí. La forma de demostrar la relación entre r y R_0 es la siguiente: Supóngase que en la ecuación del crecimiento exponencial que se acaba de mencionar, el lapso de tiempo en el cual la población ha pasado desde el tamaño N_0 al tamaño N_t sea el lapso de una generación, evaluándose éste por el tiempo generacional (T). Entonces se escribe $N_T = N_0 e^{rT}$; y pasando N_0 hacia el lado izquierdo de la igualdad se obtiene: $N_T/N_0 = e^{rT}$. Ahora el lado izquierdo de la igualdad es la razón del número de individuos en el momento T al número inicial de individuos separados por el lapso de una generación. Como habíamos visto ésta es exactamente la definición de la tasa neta de reproducción cuando el número de individuos es la población hembra; por ello se podría reemplazar la razón N_T/N_0 por R_0, con lo cual se tiene la siguiente igualdad: $R_0 = e^{rT}$. Si ahora se toma los logaritmos de ambos miembros de la igualdad se tiene $\ln R_0 = rT$, de donde resulta el valor de r

$$r = \frac{\ln R_0}{T}.$$

En otras palabras, la tasa intrínseca de crecimiento natural se relaciona con la tasa neta de reproducción por medio del tiempo generacional. Esto es una manera de reconocer que una dada tasa intrínseca de crecimiento natural puede llegar a resultar de dos registros de sobrevivencia y fecundidades distintos, si el tiempo generacional también cambia adecuadamente.

TASA FINITA DE MULTIPLICACIÓN

Este parámetro, como su nombre indica, a diferencia de r, es una tasa finita de crecimiento poblacional y no instantánea. Su expresión matemática es simplemente $\lambda = e^r$, y se interpreta como el número de individuos que se agrega a la población por individuo y por unidad de

tiempo. El siguiente ejemplo permite diferenciar entre la tasa intrínseca de crecimiento poblacional y la tasa finita de multiplicación.

Supóngase que una población crece a un ritmo tal que se multiplica diez veces cada dos semanas. La tasa intrínseca de crecimiento poblacional estará dada por:

$$r = \frac{\ln(N_t/N_0)}{t} = \frac{\ln 10}{2} = 1,1513 \text{ por semana.}$$

Si λ representa el número de individuos procedentes de una hembra en una semana, entonces, por definición

$$\lambda = \frac{N_t}{N_0}, \text{ para } t = 1$$

pero también

$$\frac{N_t}{N_0} = e^r, \text{ para } t = 1.$$

Por consiguiente

$$\lambda = e^r = e^{1,1513} = 3,16 \text{ individuos por hembra por semana.}$$

Obsérvese que $3,16 = \sqrt{10}$, o sea que, al final de la segunda semana, un individuo produce $(3,16)^2 = 10$ individuos, al final de la tercera semana producirá $(3,16)^3$ individuos, etc. Esto es lo que se entiende por crecimiento geométrico o exponencial de la población.

VALOR REPRODUCTIVO

El concepto de valor reproductivo surge como un parámetro poblacional con el trabajo de Fisher (1930) sobre el análisis de la teoría genética de la selección natural. En dicha obra su autor pregunta: ¿Cuál es el valor de un individuo, en términos de la progenie que está destinado a contribuir en la próxima generación? Esta pregunta, dirigida a la contribución futura de cada uno de los individuos de la población actual también puede invertirse y plantearse de la siguiente manera: Si en estos momentos se elimina un individuo, en particular una hembra, ¿cuántos individuos menos habrá en la población de la generación siguiente? Es claro que la respuesta a estas preguntas dependerá sobre todo de la edad del individuo. Si se destruye un individuo cuyo período de reproducción caducó, la pérdida no afectará a la generación siguiente a menos que tal individuo contribuya indirectamente a la población mediante una función social. Por otra parte, si se elimina una hembra joven que está por comenzar su período de reproducción, el efecto sobre la próxima generación será con toda probabilidad considerable. La contribución de un individuo a la población de la siguiente generación se expresa por el parámetro denominado valor reproductivo, que se simboliza por v_x, donde la x, como siempre, representa la edad del individuo.

Por valor reproductivo se entiende el número relativo de progenie hembra que se espera produzca cada una de las hembras de edad x de

una población. Este valor por lo general es máximo si las hembras tienen la edad precisa en que comienza el esfuerzo reproductor (es decir, que todavía tienen su potencial reproductivo intacto), y por ello las hembras que han pasado la época de reproducción normalmente tendrán un valor reproductivo igual a 0. Tal cual como fue definido por Fisher, el valor reproductivo a la edad x suele expresarse mediante la siguiente fórmula:

$$\frac{v_x}{v_0} = \frac{e^{rx}}{l_x} \sum_{y=x}^{\infty} e^{-ry} l_y m_y .$$

Lo que se suma en esta fórmula es la progenie que se espera produzca una hembra desde la edad x hasta el final de su vida (que generalmente se denota por infinito a fin de que todas las hembras hayan sido incluidas). El término y se utiliza como una manera de denotar todas las edades de la hembra desde la x hasta el infinito. En la práctica v_0 se hace igual a 1, con lo cual el valor reproductivo para la edad x queda simplemente determinado por el segundo miembro de la ecuación propuesta por Fisher.

Supongamos que a una edad x el valor $v_x = 2$, lo cual quiere decir que una hembra que ha alcanzado la edad x se espera que produzca el doble de progenie hembra que cualquiera otra hembra que acabe de nacer. ¿Por qué esta diferencia? Wilson y Bossert (1971) brindan la siguiente explicación y deducción de la ecuación que permite evaluar el parámetro valor reproductivo. La alta mortalidad de las hembras jóvenes antes de alcanzar la edad x significa que será menor el número de aquellas que podrán participar en el proceso de reproducción. Supóngase que por cada cien hembras nacidas, sólo una alcanzará esta edad x, y que a esta edad la hembra produce 100 hijas ¿cuál es su v_x? dado que una hembra a la edad x está destinada a dar 100 veces más progenie hembra que una hembra promedio que acaba de nacer, es decir, $v_x/v_0 = 100$; como $v_0 = 1$, entonces $v_x = 100$, lo cual es otra manera de decir que la diferencia en edades es 100 veces cuando se evalúa mediante el valor reproductivo.

La fórmula de Fisher para evaluar el valor reproductivo se obtiene mediante el cociente de dos elementos, que se pueden definir de la siguiente manera (Wilson y Bossert, 1971):

$$v_x = \frac{\text{el número de progenie hembra producido en este momento por hembras de } x \text{ o más edad}}{\text{el número de hembras que en este momento tienen edad } x}$$

Se puede calcular el numerador modificando la ecuación de Lotka al considerar sólo las hembras que tienen edad x, o que son más viejas que la edad x, en vez de hembras de todas las edades; si se hace esta modificación en la ecuación de Lotka se obtiene:

$$\sum_{y=x}^{\infty} e^{-ry} l_y m_y .$$

El denominador, o sea el número de hembras de edad x que están vivas en este momento es el número de hembras nacidas x unidades de tiempo antes del momento actual, es decir, e^{-rx}, multiplicado por la fracción l_x, que es la fracción que sobrevive el período completo hasta el tiempo x. Es decir, el denominador estará dado por

$$e^{-rx} l_x .$$

Llevando a cabo la operación entre el numerador y el denominador se obtiene la ecuación del valor reproductivo propuesto por Fisher.

Para continuar con el ejemplo de *Aphis fabae* de que se venía hablando como ejemplo del cálculo de los parámetros poblacionales, en la Tabla XVI se dan los resultados de los cálculos para estimar el valor reproductivo por edades de esta especie de áfido. Obsérvese que el valor reproductivo de las edades 0,5 y 1,5, aun cuando tienen una fecundidad 0, es decir, son edades prerreproductoras, tienen un valor reproductivo que va aumentando progresivamente hasta alcanzar su máximo en la edad 2,5, que es la primera edad reproductora. Es de interés, especialmente cuando se desea un estudio comparativo entre poblaciones mantenidas en diferentes condiciones o entre especies relativamente similares, analizar la forma en que se distribuye o reparte el valor reproductivo entre diferentes clases de edades. El parámetro valor reproductivo tiene implicaciones importantes tanto en la ecología poblacional como en las estrategias adaptativas de las especies y también desde un punto de vista práctico en el manejo de pesquerías o el control de plagas.

Tabla XVI. Cálculo del Valor Reproductivo de Una Población del Áfido *Aphis fabae* con los Registros de Sobrevivencia y Fecundidad de la Tabla XIII.

x	e^{rx}	e^{rx}/l_x	$e^{-rx} l_x m_x$	$\sum$	v_x
0,5	1,75745	1,75745	0	1,00003	1,7575
1,5	5,42813	5,42813	0	1,00003	5,4283
2,5	16,76553	16,93488	0,79127	1,00003	16,7660
3,5	51,78264	62,38873	0,19074	0,20876	13,0243
4,5	159,93780	313,60353	0,01467	0,01802	5,6511
5,5	493,98986	1372,19407	0,00335	0,00335	4,5969

7

CRECIMIENTO Y REGULACIÓN DE LA POBLACIÓN

CRECIMIENTO EXPONENCIAL

En el capítulo anterior se había definido r como la tasa intrínseca de crecimiento natural, la cual se interpretó como una tasa *instantánea* de crecimiento poblacional que representa la capacidad potencial o máxima de multiplicación de una población; es decir, un parámetro que realmente sólo se podría materializar bajo condiciones hipotéticas óptimas, es decir, en las cuales no hubiese ningún tipo de limitación ya sea física, de espacio o biológica. Aceptado este concepto, imagínese ahora una población que en un momento t tiene un tamaño $N(t)$; en tal caso, el número promedio de descendientes producidos por cada uno de los individuos de esa población en el intervalo de tiempo t, $t + dt$, estará dado por el producto $r(t)dt$. Por consiguiente, el número total de descendientes producido por toda la población $N(t)$ será simplemente $N(t)r(t)dt$; de donde se desprende que el número total de individuos de la población al final del intervalo dt estará dado por

$$N(t + dt) = N(t) + N(t)r(t)dt.$$

Reordenando los términos, pasando al primer miembro de la igualdad el tamaño de la población y dividiendo por dt, se obtiene la siguiente expresión:

$$\frac{N(t + dt) - N(t)}{dt} = N(t)r(t).$$

Como recordará el lector, el primer miembro de la igualdad no es otra cosa que la expresión que, cuando dt tiende a 0, representa la definición de la derivada del tamaño de la población respecto del tiempo; por consiguiente se puede escribir

$$dN(t)/dt = r(t)N(t).$$

Esta ecuación no es otra cosa que la forma diferencial del llamado *modelo exponencial de crecimiento poblacional*, que dice que la velocidad de crecimiento de una población animal es directamente proporcional al tamaño de dicha población en un momento dado, y que dicho factor de proporcionalidad está representado por la tasa intrínseca de crecimiento natural.

Para obtener una expresión del crecimiento de la población en función del tiempo se puede resolver el modelo integrando ambos miembros de la igualdad; así resulta

$$dN(t)/N(t) = r(t)dt$$

$$\int_0^t dN(t)/N(t) = \int_0^t r(t)dt$$

$$\log N(t) - \log N(o) = rt$$

$$\log (N(t)/N(o)) = rt$$

$$N(t)/N(o) = e^{rt}$$

$$N(t) = N_0 e^{rt}$$

El resultado final de la integración del modelo exponencial dice que a partir de una población inicial N_0, después de t unidades de tiempo, el tamaño de la población estará dado por dicha población inicial multiplicada por la exponencial del producto de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional por el lapso de tiempo transcurrido. En otras palabras, se ha derivado una expresión que, conocida la población inicial, nos permite evaluar en cualquier intervalo de tiempo la población final sin más que conocer el parámetro de tasa de multiplicación. Se puede recordar del capítulo anterior que la tasa de multiplicación poblacional es el resultado de otras dos tasas instantáneas: la tasa instantánea de natalidad (b) y la tasa instantánea de mortalidad (m); por consiguiente se puede establecer la siguiente relación:

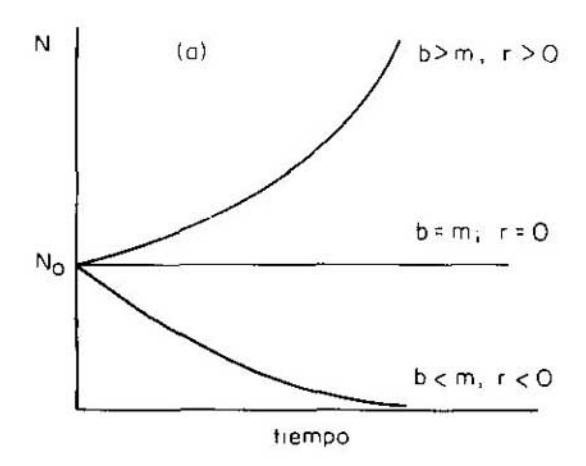
$b > m \rightarrow r > o \rightarrow$ la población crece a infinito.

$b = m \rightarrow r = o \rightarrow$ la población se mantiene constante.

$b < m \rightarrow r < o \rightarrow$ la población se extingue.

Las tres alternativas que resultan de la relación entre los valores de las tasas instantáneas de natalidad y mortalidad, que determinan el signo de la tasa intrínseca de crecimiento natural, se encuentran representadas en la figura 11. Desde luego no es muy convincente un modelo como el que se acaba de utilizar para describir el crecimiento de una población. Por una parte sabemos que rara vez se encontrarán (quizás con la excepción de los períodos iniciales del crecimiento cuando la población tiene una densidad sumamente baja) condiciones realmente ideales sin ninguna limitación para su crecimiento. Si bien este modelo tiene el atractivo de ser el más simple que permite describir este proceso de crecimiento, se ha visto ya en los capítulos anteriores que, de una manera u otra, intervienen factores como el efecto de la densidad de la propia población sobre las tasas de natalidad o de mortalidad. Una demostración de que hay algún tipo de limitación del crecimiento numérico y limitado de una población cualquiera la ofrece la capacidad de multiplicación de la mosca común (*Musca domestica*) la cual puede poner 500 huevos durante toda su vida y llegar a tener hasta 18 generaciones en un año; se calculó que si la mosca común pudiera desarrollar todo su potencial reproductor de la forma en que lo predice el modelo exponencial, en un período de cinco meses cubriría la superficie de la Tierra con una capa de 16 m de espesor o, en un período de aproximadamente un año, habría 10^{90} moscas en el mundo. Para tener una idea de lo astronómico de esta cifra, debe tenerse presente que 10^{79}

es la estimación que se ha hecho del número total de electrones del universo.



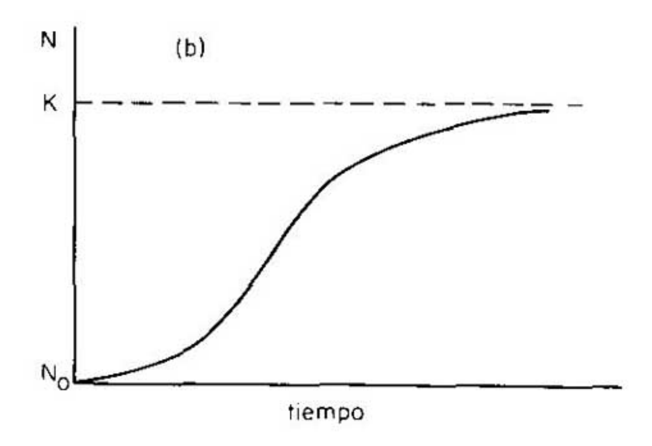


Fig. 11. Tipos de crecimiento de una población animal. (a) crecimiento de tipo exponencial, donde b = tasa instantánea de nacimientos, m = la de mortalidad y r = tasa de multiplicación. (b) crecimiento de tipo logístico.

CRECIMIENTO LIMITADO: EL MODELO LOGÍSTICO

Es evidente entonces que debemos buscar una representación del proceso de crecimiento poblacional que, para que logre más realismo, debe incorporar el efecto de la densidad sobre la propia tasa de crecimiento; esto se puede lograr si se expresa la tasa intrínseca de creci-

miento natural, no como una tasa potencial constante, sino como una *tasa real de crecimiento poblacional*, en la cual el valor numérico de dicha tasa va cambiando en función del tamaño de la propia población; en otras palabras es lo mismo que expresar

$$r_d = f[N(t)]$$

donde el subíndice d se refiere a la tasa real o densodependiente.

Hay muchas funciones posibles que relacionan a r con la densidad de la población, es decir, hay muchas maneras de expresar el tipo de dependencia de la tasa real de crecimiento poblacional respecto del tamaño de la población. Un expresión que, si bien es relativamente arbitraria, se ha utilizado mucho porque tiene un notable atractivo conceptual es la siguiente expresión:

$$r_d \propto \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right), \text{ para } N(t) \leq K$$

o, adoptando r como factor de proporcionalidad,

$$r_d = r\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right).$$

$N(t) \leq K$ significa que la población no puede llegar a exceder el valor K. Si ahora se reemplaza r en el puesto que tiene la tasa de multiplicación poblacional en el modelo exponencial de crecimiento, se obtiene la siguiente expresión:

$$\frac{dN(t)}{dt} = r\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)N(t),$$

que, reagrupando, puede expresarse por

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)\left(\frac{K - N(t)}{K}\right).$$

Esta última ecuación, diferencial no lineal, tiene la siguiente integral:

$$N(t) = \frac{KN(o)}{Ke^{-rt} + N_0 - N_0\, e^{-rt}}.$$

Este modelo, como se ha visto en su expresión algebraica, además de las condiciones iniciales (N_0) y la tasa intrínseca de crecimiento natural, depende también de un nuevo parámetro, el coeficiente K, que representa el tamaño máximo de la población y por lo tanto se denomina capacidad de carga o capacidad de mantenimiento del ambiente para dicha población. Es interesante observar que de la forma integral del modelo logístico se desprende una propiedad muy interesante:

$$\text{si } t \to \infty,\ e^{-rt} \to 0$$

y por lo tanto

$$N(t) \to K$$

es decir, que el tamaño poblacional máximo posible, por muy grande que sea el intervalo de tiempo durante el cual se observa la población, no puede sobrepasar el valor de la capacidad de carga. Esto se encuentra demostrado en la figura 11b donde el valor de K representa el valor asintótico del tamaño poblacional para tiempo infinito.

Es importante tener claro la forma cómo al incorporar la capacidad de mantenimiento del ambiente, se ha procedido a limitar las posibilidades de crecimiento de la población incorporándola en la función que hace modificar la tasa de multiplicación poblacional. En efecto, si se considera K como el máximo número de individuos que pueden vivir en un ambiente dado, se observa que la ecuación

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)\left(\frac{K - N(t)}{K}\right)$$

implica que la velocidad de crecimiento de la población es proporcional a la fracción *no usada* o *todavía disponible* de la capacidad de mantenimiento del ambiente. En efecto, obsérvese que cuando $N(t)$ es prácticamente 0, entonces se tiene

$$N(t) \rightarrow 0; \frac{K - N(t)}{K} \rightarrow 1; \frac{dN(t)}{dt} \rightarrow rN(t),$$

es decir, que la población crece de una manera exponencial con tasa igual a la tasa intrínseca de crecimiento natural. A medida que $N(t)$ crece, el factor que afecta a la tasa de crecimiento exponencial, es decir, $(K - N(t))/K$, se va haciendo una fracción cada vez menor, hasta que nos encontramos con la situación en que

$$N(t) \rightarrow K; \frac{K - N(t)}{K} \rightarrow 0; \frac{dN(t)}{dt} \rightarrow 0,$$

es decir, la población deja de crecer y se mantiene constante en su valor asintótico.

Otra forma de expresar la integral de la forma diferencial del modelo logístico es la siguiente:

$$N = \frac{K}{1 + e^{(a-rt)}}$$

donde a es una constante de integración que define la posición de la curva respecto del origen. Lo interesante de esta manera de expresar la solución del modelo logístico es que pone de manifiesto la siguiente propiedad:

$$\text{cuando } t = a/r,\ e^{(a-rt)} = 1$$

y por consiguiente

$$N = K/2\,.$$

Es ésta una propiedad importante, ya que muestra que en un ambiente que tiene como máximo una capacidad de mantener K individuos

de una especie cuya tasa intrínseca de crecimiento natural es r, entonces cuando $N = K/2$ se llega al punto de inflexión, es decir un momento en el tiempo por encima del cual la tasa de crecimiento poblacional (dN/dt) disminuye (Fig. 11b).

Esta forma de representar el crecimiento poblacional se basa en una serie de supuestos, algunos más explícitos que otros, que es fundamental tener presente al considerar el tipo de resultados que produce esta representación. En efecto, se puede resumir en cinco los principales supuestos en que se basa este modelo:

1. Se supone que todos los individuos de la población son idénticos; es decir, no hay diferencia de edad o de sexo entre ellos, dado que la forma en que N afecta a r es la misma, cualquiera que sea el individuo que se agrega a la población.

2. El efecto depresivo de la densidad sobre la tasa de crecimiento poblacional se hace sentir de manera instantánea, es decir, sin ningún retraso.

3. La población se encuentra en una condición estable de distribución de edades.

4. El efecto depresivo de la densidad sobre la tasa de crecimiento poblacional tiene un efecto de tipo lineal.

5. Las tasas instantáneas de natalidad y mortalidad (b y m), que, como se ha visto, son las que determinan la tasa instantánea de crecimiento poblacional o tasa intrínseca de crecimiento natural, no cambian con el tiempo; esto significa que tanto las condiciones ambientales como el genotipo de la población son constantes a lo largo de las sucesivas generaciones.

Desde luego la mayor parte de estos cinco supuestos y a menudo todos ellos son violados por las poblaciones que se desarrollan en condiciones naturales. Por ejemplo, es claro que no es lo mismo agregar a la población un individuo joven, que un adulto; también, hay demoras o retrasos en los efectos de la densidad sobre la tasa de crecimiento, ya que, aun cuando se alcancen densidades críticas, la misma demora de los procesos biológicos, fisiológicos y etológicos hace que los mecanismos que entran en acción para alterar el comportamiento, la reproducción y la mortalidad requieran un cierto tiempo antes de entrar en operación. También es lógico que las tasas instantáneas de natalidad y mortalidad deben variar a lo largo del tiempo no sólo por el efecto de la densidad misma, sino también porque el ambiente no es constante; y, como se ha mencionado ya sobre las curvas de sobrevivencia, es claro que si bien estas tasas pueden llegar a ser características de un genotipo de la población, están a su vez sujetas a presiones de selección durante las sucesivas generaciones de una población.

Debido a estas violaciones, totales o parciales, del modelo de crecimiento logístico, no es de extrañar que este patrón de crecimiento

poblacional rara vez se cumpla en condiciones naturales. Si bien en muchas poblaciones se puede observar algún crecimiento similar al logístico, o al menos con un carácter sigmoideo, esto suele ocurrir durante lapsos relativamente cortos; normalmente tras un período inicial de crecimiento de tipo sigmoideo, la población suele sufrir una serie de oscilaciones en el número de individuos, a veces más regulares, otras veces caóticas. Se han hecho muchos intentos de encontrar periodicidades dentro de toda clase de fluctuaciones más o menos regulares y más o menos caóticas. Hay una cantidad de pruebas estadísticas para determinar periodicidad, amplitud de la fluctuación, tendencias en series temporales y otras características de cualquier serie de números que varíe en función del tiempo. Como resultado de la aplicación de muchas de estas pruebas se han llegado a detectar una cantidad de fluctuaciones de poblaciones animales que, en condiciones naturales, parecen mantenerse en un estado de relativo equilibrio, con una fluctuación aproximadamente regular.

FLUCTUACIONES DE LAS POBLACIONES

Ya desde los comienzos de la historia ha habido registros de fluctuaciones numéricas en las poblaciones de diferentes especies de animales; por ejemplo, en el Antiguo Testamento se habla de plagas de langostas y de la erupción y migración en masa de ciertas especies de roedores. No se sabe bien cuándo se reconoció que muchas de las fluctuaciones de las poblaciones animales eran de caracter periódico, es decir, que ocurrían a períodos regulares, de manera que el tamaño de la población podía predecirse. Parece ser que, en Canadá, los cazadores que trabajaban para la Hudson's Bay Company ya conocían estas regularidades hacia los años 1820 y que las aprovechaban para aumentar sus capturas.

Un análisis de los registros de estas fluctuaciones de poblaciones animales aparece por primera vez en 1873, al escribirse una hipótesis de regularidad, describiendo un ciclo de once años en el número de manchas solares y sugiriendo que este ciclo es la causa de las fluctuaciones con periodicidad de once años en los cambios de temperatura en la Tierra y varios otros fenómenos, incluyendo las plagas de las langostas. Desde la fecha de ese registro se han ido acumulando referencias sobre ciclos en la naturaleza a una velocidad fantástica: por ejemplo, hasta el año 1928 se habían notificado 139 ciclos climáticos, que variaban desde pocos días hasta una periodicidad de 200 años.

En el análisis que llevó a cabo, Cole hizo una revisión de la literatura sobre el tema de la periodicidad de las fluctuaciones de las poblaciones animales, y cuando llevaba más de dos mil publicaciones se dio cuenta que su labor recién comenzaba y cesó la compilación. Entre los resultados encontrados, Cole señala los siguientes entre los principales tipos de ciclos en las fluctuaciones de las poblaciones animales en condiciones naturales:

3-4 años, en el ciclo de varios roedores,
6 años, en el ciclo de perdices,
7 años, en el ciclo de Treatomidae (guano de Chile),

8 años, en el ciclo de conejos y perdices,
14 años, en el ciclo de estrellas de mar,
8-10-11 años, en el ciclo de linces, y
otros ciclos de hasta 35 años.

A pesar de esta variedad de ciclos de periodicidad, la opinión general de los ecólogos se inclinó a aceptar dos tipos de ciclos predominantes en la naturaleza: 3-4 años y 9-11 años (este último comúnmente referido como el ciclo de los 10 años). Un ejemplo tomado de Palmgren (1949) permite imaginar más claramente la realidad de los ciclos de alrededor de 3-4 años en la naturaleza:

Especie	Región	Período (años)
Zorro ártico	Groenlandia	3,13
Conejo de nieve	Finlandia	3,19
Perdiz	Inglaterra	3,24
Huaco	Finlandia y Noruega	3,25
Conejo	Inglaterra	3,43
Zorro rojo	Labrador	3,46
Zorro rojo	Finlandia	3,58
Leming	Noruega	3,75
Perdiz	Groenlandia	4,00

Desde que MacLulich (1937) destruyó definitivamente la idea de que las fluctuaciones en las poblaciones animales tuvieran alguna relación con las periodicidades de las manchas solares, ha surgido una cantidad de teorías que tratan de explicar los ciclos de variación en los cambios poblacionales de diversas especies animales en condiciones naturales.

REGULACIÓN DE LA POBLACIÓN

Una revisión amplia y al mismo tiempo compacta de las teorías de la regulación poblacional se encuentra resumida en la Tabla XVII, de acuerdo con el esfuerzo llevado a cabo por Price (1975). Según la organización de las diferentes teorías sobre la regulación poblacional propuesta por Price, hay dos conceptos básicos en la regulación poblacional: 1) de que hay factores externos a la población que influencian el tamaño poblacional (Tabla XVII, parte A), y 2) que hay ciertos factores que cambian dentro de la población y que afectan el tamaño poblacional y llevan a cabo la regulación (Tabla XVII, parte B). Dentro de la primera categoría está la clásica polémica entre los proponentes de una regulación densodependiente (Tabla XVII, sección 1) y los que sostienen que estos factores no son importantes (Tabla XVII, sección 2). Price decide incluir las teorías de Milne y Thompson como una situación intermedia entre los de la sección 1 y 2. Las demás teorías se encuen-

tran bajo la parte B de la Tabla XVII, agrupadas como efectos patológicos en respuesta al hacinamiento, los cambios genéticos, el comportamiento social y la dispersión de la población.

Tabla XVII. Teorías Sobre la Regulación de Poblaciones Animales (Tomada de Price, 1975)

A. PROCESOS POBLACIONALES EXÓGENOS (EXTRÍNSECOS)

1. Factores Densodependientes

(a) Depredación.
Hospedadores y parasitoides (Nicholson, 1933, 1954a, b, 1957, 1958; Nicholson y Bailey, 1935).
Poblaciones de roedores microtinos (Pearson, 1964; Pitelka, Tomich y Treichel, 1955).
Manadas de ciervo Kaibab (Allee *et al.*, 1949).
Herbívoros en general (Hairston, Smith y Slobodkin, 1960).

(b) Alimento.
El modelo de Nicholson y Bailey supone que el depredador está limitado por el alimento.
Descomponedores, productores y depredadores en general (Hairston, Smith y Slobodkin, 1960; también Murdoch, 1966; Ehrlich y Birch, 1967; Slobodkin, Smith y Hairston, 1967).
Aves (Lack, 1954).
Poblaciones de depredadores (Elton, 1942).
Poblaciones de ungulados (Caughley, 1970).
La hipótesis de la recuperación de nutrientes en ciclos de roedores microtinos (Pitelka, 1959, 1964; Schultz, 1964; Batzli y Pitelka, 1970).
Alimento suplementario (Fordham, 1971).

(c) Combinación de alimentación y depredación (Readshaw, 1965).

(d) Espacio, es decir, hábitat favorable: generalmente una presión para dejar los hábitats favorables implica interacciones sociales como un factor proximal (por lo tanto podrían ser clasificados bajo el ítem B3 expuesto más abajo).
Poblaciones de la rata almizclera *(Ondatra zibethica)* (Errington, 1946, 1967).
Pinzón *(Fringilla coelebs)* en Holanda (Glas, 1960).
Ichneumonidae que habita sobre el suelo (Price, 1970a, b, 1971).
Emigración (Lidicker, 1962), pero puede ser causado por escasez de alimento, etc.

2. Factores Densoindependientes

(a) Clima.
Influencia del clima en *Trips imaginis* (Davidson y Andrewartha, 1948a, b; también Smith, 1961; Reddingius, 1971).
Clima y el tiempo disponible para la reproducción (Andrewartha y Birch, 1954).

Control del gusano del abeto, *Choristoneura fumiferana* (Greenbank, 1956) y *Recurvaria starki* (Stark, 1959).

(b) Cambios aleatorios en las poblaciones debidos a influencias al azar (Cole, 1951, 1954; Leslie, 1959).

3. Intermedio entre 1 y 2

Densodependencia imperfecta (Milne, 1957a, b, 1962; Thompson, 1939).
Urceolaria mitra y *Enchytraeus albidus* (Reynoldson, 1957). Ardilla roja, *Tamiasciurus hudsonicus* (Kemp y Keith, 1970), también Lack, 1954).

B. PROCESOS POBLACIONALES ENDÓGENOS (INTRÍNSECOS) (TODOS SON PROBABLEMENTE DENSODEPENDIENTES)

1. Efectos Patológicos en Respuesta al Hacinamiento. (Véase Emlen, 1966, para discusión.)

(a) Enfermedad "shock" (Frank, 1957).

(b) Agotamiento adrenopituitario (Christian, 1950, 1959; Christian y Davis, 1964).

2. Procesos con Un Componente Genético

(a) Aumento en la densodependencia.
i) Proporción de individuos congénitamente menos viales (Chitty, 1957, 1960).
ii) Comportamiento agresivo (Chitty, 1957, 1967; Krebs, 1970).

(b) Ruptura genética de la población durante la reducción poblacional brusca (Carson, 1968; también Ford, 1957, 1964; Ford y Ford, 1930; Ayala, 1968).

(c) Comportamiento polimórfico para la dispersión como en:
i) *Malacosoma pluviale* (Wellington, 1957, 1960, 1964).
ii) *Microtus* spp. en Indiana (Myers y Krebs, 1971).

(d) Cambios en los tiempos de desarrollo, tasas de dispersión, en *Porthetria dispar* (Leonard, 1970a, b).

(e) Retroacción genética (Pimentel, 1961, 1968).

3. Interacción Social

(a) Evolución de los límites sociales en las poblaciones (Wynne-Edwards, 1962, 1964, 1965; véase también Hamilton, 1964 a, b).

(b) Competencia intraespecífica por espacio (véase A (d) más arriba).

(c) Comportamiento agresivo (véase 2 (a) más arriba; Calhoun, 1952).

4. Dispersión (véase Johnson, 1966, 1969)

(a) Naturaleza adaptativa de la dispersión (Johnson, 1966, 1969; Gadgil, 1971).

(b) Pruebas de dispersión densoregulada en insectos (véase también A (d) más arriba).

i) Insectos de la retama (Dempster, 1968; Waloff, 1968a, b).
ii) *Hyphantria cunea* (Morris, 1971).
iii) *Ascia monuste phileta* (Chermock, 1946; Nielsen, 1961; Johnson, 1969).
iv) *Phryganidia californica* (Harville, 1955).
v) Mariposas de la familia Pieridae (Shapiro, 1970).

BIBLIOGRAFÍA

(1) ALLEE, W. C., EMERSON, A. E., PARK, O., PARK, T. y SCHMIDT, K. P. Principles of Animal Ecology, Saunders, Filadelfia, Penn., 837 págs. (1949).

(2) AMOROSO, E. C. y MARSHALL, F. H. A. External Factors in Sexual Periodicity. *En:* Marshall's Physiology of Reproduction, I, Part 2 (A. S. Parkes, editor), Longmans, Londres, 877 págs. (1960).

(3) ANDREWARTHA, H. G. y BIRCH, L. C. The Distribution and Abundance of Animals, Univ. Chicago Press, Chicago, Ill., 782 págs. (1954).

(4) ANSCOMBE, F. J. *Biometrics,* **5**, 165-73 (1949).

(5) ANSCOMBE, F. J. *Biometrika,* **37**, 358-82 (1950).

(6) ARENDS, A. Efecto del Dieldrin en Dosis Subletal sobre *Rhodnius prolixus:* Influencia sobre el Consumo de Oxígeno, Supervivencia, Muda y Oviposición. Trabajo Especial de Grado, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 83 págs. (1974).

(7) AYALA, F. J. *Science,* **162**, 1453-59 (1968).

(8) BALCH, R. E. y BIRD, F. T. *Sci. Agr.,* **25**, 65-80 (1944).

(9) BATZLI, G. O. y PITELKA, F. A. *Ecology,* **51**, 1027-39 (1970).

(10) BENTLEY, P. J. *Science,* **152**, 619-23 (1966).

(11) BESS, H. A. *Ann. Ent. Amer.,* **38**, 472-82 (1945).

(12) BIRCH, L. C. *Aust. J. Exp. Biol. Med. Sci.,* **23**, 197-203 (1945).

(13) BRIAN, M. V. Social Insect Populations, Academic, Nueva York, N. Y., 135 págs. (1965).

(14) CALHOUN, J. B. *J. Mammal.,* **33**, 139-59 (1952).

(15) CARSON, H. L. The Population Flush and Its Genetic Consequences. *En:* Population Biology and Evolution (R. R. Lewontin, editor), Syracuse Univ. Press, Syracuse, N. Y., pág. 123 (1968).

(16) CAUGLEY, G. *Ecology,* **51**, 53-72 (1970).

(17) CHERMOCK, R. L. *Entomol. News*, **57**, 144-46 (1946).

(18) CHITTY, D. *Cold Spring Harbor Symp. Quant, Biol.*, **22**, 277-80 (1957).

(19) CHITTY, D. *Can. J. Zool.*, **38**, 99-113 (1960).

(20) CHITTY, D. *Proc. Ecol. Soc. Aust.*, **2**, 51-78 (1967).

(21) CHRISTIAN, J. J. *J. Mammal*, **31**, 247-59 (1950).

(22) CHRISTIAN, J. J. The Roles of Endocrine and Behavioral Factors in the Growth of Mammalian Populations. *En:* Comparative Endocrinology (A. Gorbman, editor), Wiley, Nueva York, N.Y., pág. 71 (1959).

(23) CHRISTIAN, J. J. y DAVIS, D. E. *Science*, **146**, 1550-60 (1964).

(24) COLE, L. C. *J. Wildl. Manage.*, **15**, 233-252 (1951).

(25) COLE, L. C. *J. Wildl. Manage.*, **18**, 2-24 (1954).

(26) COLE, L. C. Sketches of General and Comparative Demography. *En:* Population Studies: Animal Ecology and Demography, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **23**, 1-15 (1957).

(27) COX, G. W. Laboratory Manual of General Ecology, Brown, Dubuque, Iowa, 195 págs. (1967).

(28) DAVIDSON, J. y ANDREWARTHA, H. G. *J. Anim. Ecol.*, **17**, 193-99 (1948a).

(29) DAVIDSON, J. y ANDREWARTHA, H. G. *J. Anim. Ecol.*, **17**, 200-22 (1948b).

(30) DEEVEY, E. S. *Quart. Rev. Biol.*, **22**, 283-314 (1947).

(31) DEMPSTER, J. P. *Symp. R. Entomol. Soc. London*, **4**, 8-17 (1968).

(32) DIXON, A. F. G. y WRATTEN, S. D. *Bull. Entomol. Res.*, **61** (1), 97-111 (1971).

(33) ERLICH, P. R. y BIRCH, L. C. *Am. Nat.*, **101**, 97-107 (1967).

(34) ELTON, C. Voles, Mice and Lemmings: Problems in Populations Dynamics, Oxford Univ. Press, Londres, 496 págs. (1942).

(35) EMLEN, J. M. Ecology: An Evolutionary Approach, Addison-Wesley, Reading, Mass., 493 págs. (1966).

(36) ERRINGTON, P. L. *Q. Rev. Biol.*, **21**, 144-177 (1946).

(37) ERRINGTON, P. L. Of Predation and Life, Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa, 277 págs. (1967).

(38) FISHER, R. A. The Genetical Theory of Natural Selection, Clarendon Press, Oxford, 268 págs. (1930).

(39) FORD, E.B. Butterflies, Collins, Londres, 368 págs. (1957).

(40) FORD, H. D. y FORD, E. B. *Trans. R. Entomol. Soc. London*, **78**, 345-51 (1930).

(41) FORD, E.B. Ecological Genetics, Wiley, Nueva York, N.Y., 335 págs. (1964).

(42) FORDHAM, R.A. *Ecology*, **52**, 138-46 (1971).

(43) FRANK, F. *J. Wildl. Manage.*, **21**, 113-21 (1957).

(44) GADGIL, M. *Ecology*, **52**, 253-61 (1971).

(45) GHENT, A.W. *Behaviour*, **16**, 110-48 (1960).

(46) GLAS, P. *Arch. Neerl. Zool.*, **13**, 466-72 (1960).

(47) GREEN, R.H. *Res. Popul. Ecol.*, **8**, 1-7 (1966).

(48) GREENBANK, D.O. *Can. J. Zool.*, **34**, 453-76 (1956).

(49) HAIRSTON, N.G., SMITH, F.E. y SLOBODKIN, L.B. *Am. Nat.*, **94**, 421-425 (1960).

(50) HARPER, J.L. The Regulation of Numbers and Mass in Plant Populations. *En:* Population Biology and Evolution (R. C. Lewontin, editor), Syracuse Univ. Press, Syracuse, N.Y., págs. 139-58 (1968).

(51) HARVILLE, J.P. *Microentomology*, **20**, 83-116 (1955).

(52) HASSELL, M.P. *J. Anim. Ecol.*, **35**, 65-75 (1966).

(53) HOLLING, C.S. *Can. Entomol.*, **9**, 293-320 (1959).

(54) HUGHES, R.L. *J. Anim. Ecol.*, **31**, 389-96 (1962).

(55) HUGHES, R. L. *J. Anim. Ecol.*, **32**, 393-424 (1963).

(56) JOHNSON, C.G. *Annu. Rev. Entomol.*, **11**, 233-60 (1966).

(57) JOHNSON, C.G. Migration and Dispersal of Insects by Flight, Methuen, Londres, 764 págs. (1969).

(58) KELLAS, L.M. *Proc. Zool. Soc. London*, **124**, 751-84 (1955).

(59) KEMP, G.A. y KEITH, L.B. *Ecology*, **51**, 763-99 (1970).

(60) KREBS, C.J. *Ecology*, **51**, 34-52 (1970).

(61) LACK, D. The Natural Regulation of Animal Numbers, Clarendon Press, Oxford, 343 págs. (1954).

(62) LACK, D. Ecological Adaptations for Breeding in Birds, Methuen, Londres, 409 págs. (1968).

(63) LAUGLIN, R. *J. Anim. Ecol.*, **34**, 77-91 (1965).

(64) LAWS, R. M. y CLOUGH, G. *Symp. Zool. Soc. London*, **15**, 117-40 (1966).

(65) LEAL, J. A. Muestreos por Captura -Marcado- Recaptura y Captura por Remoción como Estimadores de Poblaciones de Triatominos Domésticos, Vectores de la Enfermedad de Chagas, Trabajo Especial de Grado, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 93 págs. + anexos (1975).

(66) LEONARD, D. E. *Can. Entomol.*, **102**, 239-49 (1970a).

(67) LEONARD, D. E. Instrinsic Factors Causing Qualitative Changes in Populations of the Gypsy Moth, *Proc. Entomol. Soc. Ont.*, **100**, 195-99 (1970b).

(68) LESLIE, P. H. *Physiol. Zool.*, **32**, 151-59 (1959).

(69) LEWIS, T. y TAYLOR, L. P. Introduction to Experimental Ecology, Academic, Londres, 401 págs. (1967).

(70) LIDICKER, W. Z. *Am. Nat.*, **96**, 29-33 (1962).

(71) LOWE, V. P. W. *J. Anim. Ecol.*, **38**, 425-57 (1969).

(72) MACLULICH, D. A. *Univ. Toronto Stud., Biol. Ser.*, **43**, 1-136 (1937).

(73) MAIN, A. R. Adaptation of Australian Vertebrates to Desert Conditions. *En:* Evolution of Desert Biota (D. W. Goodwall, editor), Univ. of Texas Press, Austin, 250 págs. (1973).

(74) MARGALEF, R. Ecología, Ediciones Omega, Barcelona, 950 págs. (1974).

(75) MARSHALL, F. H. A. *Proc. R. Soc. London, Ser. B.*, **122**, 413-28 (1937).

(76) McARTHUR, R. y CONNELL, J. The Biology of Populations, Wiley, Nueva York, N. Y., 200 págs. (1966).

(77) MILNE, A. *Can. Entomol.*, **89**, 193-213 (1957a).

(78) MILNE, A. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **22**, 253-67 (1957b).

(79) MILNE, A. *J. Theor. Biol.*, **3**, 19-50 (1962).

(80) MOEN, A. N. Wildlife Ecology, An Analytical Approach, Freeman, San Francisco, Calif., 458 págs. (1973).

(81) MOORE, P. G. *Ann. Bot. (London)*, **17**, 57-62 (1953).

(82) MORRIS, R. F. *Mem. Entomol. Soc. Can.*, **31**, 1-332 (1963).

(83) MORRIS, R. F. *Can. Entomol.*, **97**, 1173-84 (1965).

(84) MORRIS, R. F. *Can. Entomol.*, **103**, 1525-36 (1971).

(85) MURDOCH, W. W. *Am. Nat.*, **100**, 5-11 (1966).

(86) MYERS, J. H. y KREBS, C. J. *Ecol. Monogr.*, **41**, 53-78 (1971).

(87) NICHOLSON, A. J. *J. Anim. Ecol.*, **2** (Suppl), 132-78 (1933).

(88) NICHOLSON, A. J. *Austr. J. Zool.*, **2**, 1-8 (1954a).

(89) NICHOLSON, A. J. *Austr. J. Zool.*, **2**, 9-65 (1954b).

(90) NICHOLSON, A. J. *Cold. Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **22**, 153-72 (1957).

(91) NICHOLSON, A. J. *Annu. Rev. Entomol.*, **3**, 107-36 (1958).

(92) NICHOLSON, A.J. y BAILEY, V. A. *Proc. Zool. Soc. London*, 551-98 (1935).

(93) NIELSEN, E. T. *Biol. Meddr.*, **23**, 1-81 (1961).

(94) NIKOLSKY, G. V. The Ecology of Fishes, Academic, Londres, 352 págs. (1963).

(95) OJASTI, J. Estudio Biológico del Chiguire o Capibara, Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias, Caracas, 275 págs. (1973).

(96) OVERTON, W. S. Estimating the Numbers of Animals in Wildlife Populations. *En:* Wildlife Management Techniques (R. H. Giles, editor), The Wildlife Society, Washington, D. C., 633 págs. (1971).

(97) PALMGREN, P. *Oikos*, **1**, 114-21 (1949).

(98) PEARL, R. A. *Q. Rev. Biol.*, **3**, 391-407 (1928).

(99) PEARSON, P. O. *J. Mammal*, **45**, 177-88 (1964).

(100) PEILOU, E. C. An Introduction to Mathematical Ecology, Wiley, Nueva York, N. Y., 286 págs. (1969).

(101) PIMENTEL, D. *Am. Nat.*, **95**, 65-79 (1961).

(102) PIMENTEL, D. *Science*, **159**, 1432-37 (1968).

(103) PITELKA, F. A. *Proc. Int. Congr. Zool.*, **15**, 757-59 (1959).

(104) PITELKA, F. A. The Nutrient-Recovery Hypothesis for Arctic Microtine Cycles. I. Introduction. *En:* Grazing in Ter-

restrial and Marine Environments (D. J. Crisp, editor), Blackwell, Oxford, pág. 55 (1964).

(105) PITELKA, F. A., TOMICH, P. Q. y TREICHEL, G. W. *Ecol. Monogr.*, **25**, 85-117 (1955).

(106) PRICE, P. W., *Ecology*, **51**, 445-54 (1970a).

(107) PRICE, P. W. *Science*, **170**, 546-47 (1970b).

(108) PRICE, P. W. *Ecology*, **52**, 587-96 (1971).

(109) PRICE, P. W. Insect Ecology, Wiley, Nueva York, N. Y., 514 págs. (1975).

(110) RABINOVICH, J. E. *J. Med. Entomol.*, **9**(4), 351-70 (1972).

(111) READSHAW, J. L. *Aust. J. Zool.*, **13**, 475-90 (1965).

(112) REDDINGIUS, J. *Bibl. Biotheor.*, **12**, 1-208 (1971).

(113) REYNOLDSON, T. B. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **22**, 313-24 (1957).

(114) SADLEIR, R. M. F. S. The Ecology of Reproduction in Wild and Domestic Mammals, Methuen, Londres, 321 págs. (1969).

(115) SEBER, G. A. F. The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters, Griffin, Londres, 506 págs. (1973).

(116) SERVICE, M. W. Mosquito Ecology. Field Sampling Methods, Applied Science Publishers Ltd., Londres, 582 págs. (1976).

(117) SCHULTZ, A. M. The Nutrient-Recovery Hypothesis for Arctic Microtine Cycles. II. Ecosystem Variables in Relation to the Arctic Microtine Cycles. *En:* Grazing in Terrestrial and Marine Environments (D. J. Crisp, editor), Blackwell, Oxford, pág. 57 (1964).

(118) SHAPIRO, A. M. *Am. Nat.*, **104**, 367-72 (1970).

(119) SLOBODKIN, L. B., SMITH, F. E. y HAIRSTON, N. G. *Am. Nat.*, **101**, 109-24 (1967).

(120) SMITH, F. E. *Ecology*, **42**, 403-07 (1961).

(121) SOLOMON, M. E. *J. Anim Ecol.*, **18**, 1-35 (1949).

(122) SOUTHWOOD, T. R. E. Ecological Methods, with Particular Reference to the Study of Insect Populations, Methuen, Londres, 391 págs. (1966).

(123) STARK, R. W. *Can. J. Zool.*, **37**, 917-43 (1959).

(124) STODART, E. y MYERS, K. *CSIRO Wildl. Res.*, **11**, 111-24 (1966).

(125) TABER, R. D. y DASMANN, R. F. *Ecology*, **38**, 233-46 (1957).

(126) TANIGOSHI, L. K., HOYT, C. S., BROWNE, R. W. y LOGAN, J. A. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **68**(6), 972-78 (1975a).

(127) TANIGOSHI, L. K., HOYT, S. C., BROWNE, R. W. y LOGAN, J. A. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **68**(6), 979-86 (1975b).

(128) THOMPSON, W. R. *Parasitology*, **31**, 299-388 (1939).

(129) VARLEY, G. C. *Proc. R. Entomol. Soc. London C.*, **27**, 52-7 (1963).

(130) VARLEY, G.C. y GRADWELL, G. R. *J. Anim. Ecol.*, **29**, 399-401 (1960).

(131) VARLEY, G.C., GRADWELL, G.R. y HASSELL, M.P. Insect Population Ecology, An Analytical Approach, Blackwell, Oxford, 212 págs. (1973).

(132) WALOFF, N. *Symp. R. Entomol. Soc. London*, **4**, 76-87 (1968a).

(133) WALOFF, N. *Adv. Ecol. Res.*, **5**, 87-208 (1968b).

(134) WATT, K.E.F. *Can. Entomol.*, **93** Suppl., 19-62 (1961).

(135) WATT, K.E.F. Principles of Environmental Science, McGraw, Nueva York, N.Y., 319 págs. (1973).

(136) WELLINGTON, W. G. *Can. J. Zool.*, **35**, 293-323 (1957).

(137) WELLINGTON, W. G. *Can. J. Zool.*, **38**, 289-314 (1960).

(138) WELLINGTON, W. G. *Can. Entomol.*, **96**, 436-51 (1964).

(139) WILSON, E. O. The Insect Societies, The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 548 págs. (1971).

(140) WILSON, E. O. y BOSSERT, W. H. A Primer of Population Biology, Sinauer Associates, Inc., Publishers, Stanford, Conn., 192 págs. (1971).

(141) WYNNE-EDWARDS, V. C. Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour, Haffner, Nueva York, N.Y., 653 págs. (1962).

(142) WYNNE-EDWARDS, V. C. *Sci. Amer.*, **211**(2), 68-74 (1964).

(143) WYNNE-EDWARDS, V. C. *Science*, **147**, 1543-48 (1965).

(144) YOUNG, J. Z. The Life of Vertebrates, Oxford Univ. Press, Nueva York, N.Y., 820 págs. (1962).

(145) Zwolfer, W. *Z. Angew. Entomol.*, **17**, 475-562 (1931).

COLECCIÓN DE MONOGRAFÍAS CIENTÍFICAS

Publicadas

Serie de matemática

- Nº 1. La Revolución en las Matemáticas Escolares, por el Consejo Nacional de Maestros de Matemáticas de los Estados Unidos de América.
- Nº 2. Espacios Vectoriales y Geometría Analítica, por Luis A. Santaló.
- Nº 3. Estructuras Algebraicas I, por Enzo R. Gentile.
- Nº 4. Historia de las Ideas Modernas en la Matemática, por José Babini.
- Nº 5. Álgebra Lineal, por Orlando E. Villamayor.
- Nº 6. Álgebra Linear e Geometria Euclidiana, por Alexandre Augusto Martins Rodrigues.
- Nº 7. El Concepto de Número, por César A. Trejo.
- Nº 8. Funciones de Variable Compleja, por José I. Nieto.
- Nº 9. Introducción a la Topología General, por Juan Horváth.
- Nº 10. Funções Reais, por Djairo G. de Figueiredo.
- Nº 11. Probabilidad e Inferencia Estadística, por Luis A. Santaló.
- Nº 12. Estructuras Algebraicas II (Álgebra Lineal), por Enzo R. Gentile.
- Nº 13. La Revolución en las Matemáticas Escolares (Segunda Fase), por Howard F. Fehr, John Camp y Howard Kellog.
- Nº 14. Estructuras Algebraicas III (Grupos Finitos), por Horacio H. O'Brien.
- Nº 15. Introducción a la Teoría de Grafos, por Fausto A. Toranzos.
- Nº 16. Estructuras Algebraicas IV (Álgebra Multilineal), por Artibano Micali y Orlando E. Villamayor.
- Nº 17. Introdução à Análise Funcional: Espaços de Banach e Cálculo Diferencial, por Leopoldo Nachbin.
- Nº 18. Introducción a la Integral de Lebesgue en la Recta, por Juan Antonio Gatica.
- Nº 19. Introducción a los Espacios de Hilbert, por José I. Nieto.

Serie de física

- Nº 1. Concepto Moderno del Núcleo, por D. Allan Bromley.
- Nº 2. Panorama de la Astronomía Moderna, por Félix Cernuschi y Sayd Codina.
- Nº 3. La Estructura Electrónica de los Sólidos, por Leopoldo M. Falicov.
- Nº 4. Física de Partículas, por Igor Saavedra.
- Nº 5. Experimento, Razonamiento y Creación en Física, por Félix Cernuschi.
- Nº 6. Semiconductores, por George Bemski.
- Nº 7. Aceleradores de Partículas, por Fernando Alba Andrade.
- Nº 8. Física Cuántica, por Onofre Rojo y Harold V. McIntosh.
- Nº 9. La Radiación Cósmica, por Gastón R. Mejía y Carlos Aguirre.

N° 10. Astrofísica, por Carlos Jaschek y Mercedes C. de Jaschek.
N° 11. Ondas, por Oscar J. Bressan y Enrique Gaviola.
N° 12. El Láser, por Mario Garavaglia.

Serie de química

N° 1. Cinética Química Elemental, por Harold Behrens LeBas.
N° 2. Bioenergética, por Isaias Raw y Walter Colli.
N° 3. Macromoléculas, por Alejandro Paladini y Moisés Burachik.
N° 4. Mecanismo de las Reacciones Orgánicas, por Jorge A. Brieux.
N° 5. Elementos Encadenados, por Jacobo Gómez-Lara.
N° 6. Enseñanza de la Química Experimental, por Francisco Giral.
N° 7. Fotoquímica de Gases, por Ralf-Dieter Penzhorn.
N° 8. Introducción a la Geoquímica, por Félix González-Bonorino.
N° 9. Resonancia Magnética Nuclear de Hidrógeno, por Pedro Joseph-Nathan.
N° 10. Cromatografía Líquida de Alta Presión, por Harold M. McNair y Benjamín Esquivel H.
N° 11. Actividad Óptica, Dispersión Rotatoria Óptica y Dicroísmo Circular en Química Orgánica, por Pierre Crabbé.
N° 12. Espectroscopia Infrarroja, por Jesús Morcillo Rubio.
N° 13. Polarografía, por Alejandro J. Arvía y Jorge A. Bolzan.
N° 14. Paramagnetismo Electrónico, por Juan A. McMillan.
N° 15. Introducción a la Estereoquímica, por Juan A. Garbarino.
N° 16. Cromatografía en Papel y en Capa Delgada, por Xorge A. Domínguez.
N° 17. Introducción a la Espectrometría de Masa de Sustancias Orgánicas, por Otto R. Gottlieb y Raimundo Braz Filho.
N° 18. Cinética Química, por Rodolfo V. Caneda.

Serie de biología

N° 1. La Genética y la Revolución en las Ciencias Biológicas, por José Luis Reissig.
N° 2. Bases Ecológicas de la Explotación Agropecuaria en la América Latina, por Guillermo Mann F.
N° 3. La Taxonomía y la Revolución en las Ciencias Biológicas, por Elías R. de la Sota.
N° 4. Principios Básicos para la Enseñanza de la Biología, por Oswaldo Frota-Pessoa.
N° 5. A Vida da Célula, por Renato Basile.
N° 6. Microorganismos, por J. M. Gutiérrez-Vázquez.
N° 7. Principios Generales de Microbiología, por Norberto J. Palleroni.
N° 8. Los Virus, por Enriqueta Pizarro-Suárez y Gamba.
N° 9. Introducción a la Ecología del Bentos Marino, por Manuel Vegas Vélez.
N° 10. Biosíntesis de Proteínas y el Código Genético, por Jorge E. Allende.
N° 11. Fundamentos de Inmunología e Inmunoquímica, por Félix Córdoba Alva y Sergio Estrada-Parra.
N° 12. Bacteriófagos, por Romilio Espejo T.

Nº 13. Biogeografía de América Latina, por Angel L. Cabrera y Abraham Willink.
Nº 14. Relación Huésped-Parásito. Mecanismo de Patogenicidad de los Microorganismos, por Manuel Rodríguez Leiva.
Nº 15. Genética de Poblaciones Humanas, por Francisco Rothhammer.
Nº 16. Introducción a la Ecofisiología Vegetal, por Ernesto Medina.
Nº 17. Aspectos de Biología Celular y la Transformación Maligna, por Manuel Rieber.
Nº 18. Transporte a Través de la Membrana Celular, por P. J. Garrahan y A. F. Rega.
Nº 19. Duplicación Cromosómica y Heterocromatina a Nivel Molecular y Citológico, por Nestor O. Bianchi.
Nº 20. Citogenética Básica y Biología de los Cromosomas, por Francisco A. Sáez y Horacio Cardoso.
Nº 21. Ecología de Poblaciones Animales, por Jorge E. Rabinovich.

En preparación

Serie de matemática

Estructuras Algebraicas V (Teoría de Cuerpos), por Héctor A. Merklen.
Estructuras Algebraicas VI (Estructuras de Álgebras), por Artibano Micali.
Biomatemática, por Alejandro Engel.
Introducción a la Computación, por Jaime Michelow.

Serie de física

Oceanografía Física, por Luis E. Herrera.
Teoría de Fluidos en Equilibrio, por Antonio E. Rodríguez y Roberto E. Caligaris.
Aplicação da Teoria de Grupos na Espectroscopia Raman e do Infra-Vermelho, por Jorge Humberto Nicola y Anildo Bristoti.
Teoría Estadística de la Materia, por Antonio E. Rodríguez y Roberto E. Galigaris.
Geofísica, por Alvaro F. Espinosa.
Introducción a la Espectroscopia Atómica, por Mario Garavaglia y Athos Giacchetti.
Reacciones Nucleares, por Oscar Sala y Francisco B. Coutinho.
Superconductividad, por Miguel Kiwi.
Cristalografía, por Jaime Rodríguez-Lara.
Efecto Mössbauer, por Jacques A. Danon.
Magnetismo, por Horacio A. Farach.
Elementos de Cristalografía Física, por Jaime Rodríguez Lara.

Serie de química

Síntesis Orgánica, por Eduardo Sánchez.
Catálisis Homogénea, por Eduardo Humeres A.
Catálisis Heterogénea, por Sergio Droguett.
Fuerzas Intermoleculares, por Mateo Díaz Peña.
Cromatografía de Gases, por Harold M. McNair

Introducción a la Electroquímica, por Dionisio Posadas.
Corrosión, por José Rodolfo Galvele.
Fisicoquímica de Interfases, por Javier Garfias Ayala.
Química de Suelos, por Elemer u. Bornemisza.
Introducción a la Metalurgia Física, por Joaquín Hernández Marín.
Físico-Química de Superficie, por Tibor Rabockai.

Serie de biología

Etología: El Estudio del Comportamiento Animal, por Raúl Vaz-Ferreira.
Citogenética Ultraestructural y la Biología Molecular de los Cromosomas, por R. Wettstein y Roberto Sotelo.
Análisis de Sistemas en Ecología, por Gilberto C. Gallopin.
Sistemas Ecológicos y el Hombre, por Ariel E. Lugo y Greg Morris.
Comportamiento y Aprendizaje, por Hector Maldonado y Josué A. Núñez.
Principios Básicos de la Concentración Molecular, por Carlos Caputo.
Germinación, por Luiz Gouvêa Laboriau.
Clastogénesis y Contaminación Ambiental, por Fernando Noel Dulout.
Fotosíntesis, por Rubén H. Vallejos.

Nota: Las personas interesadas en adquirir estas obras deben dirigirse a la Unidad de Ventas y Promoción, Organización de los Estados Americanos, Washington, D. C., 20006 o a las Oficinas de la Secretaría General de la OEA en el país respectivo.